ECOLOGÍA DE LA FAUNA CHAQUEÑA. UNA REVISIÓN *

Enrique H. BUCHER **

A la memoria de Jorge W. Abalos, profundo conocedor de la fauna y el hombre chaqueños; maestro de Shunko, amigo de Sachávoj.

SUMMARY: The Chaco Fauna: A Review.

The present status of knowledge about the Chaco fauna is reviewed. The main points considered include: The environment. Regional division. The fauna: mammals, birds, reptiles, anurans and invertebrates. Patterns of species diversity. Adaptations of the Chaco animals. Key processes. The following relevant processes are considered in detail: edaphic influence of ants, termites and mammals; decomposers and reducers; patterns of herbivory, particularly the importance of leaf-cutting ants as primary consumers; and the impact of human activity on the Chaco fauna.

La región chaqueña, el "Gran Chaco Gualamba", ha atraído desde siempre el interés de los naturalistas, aún desde tiempos coloniales, bastando mencionar a Azara y a Jolís (1798) entre tantos; y ha sido recorrida por expediciones científicas provenientes de varios países en distintas oportunidades.

La riqueza de su fauna ("Chaco" significa en lengua indígena, "lugar de caza"), el hecho de tratarse de uno de los últimos grandes ecosistemas relativamente poco alterados por el hombre y, a no dudarlo, el cautivante atractivo de su agreste paisaje, han contribuído a mantener siempre vivo este interés.

No obstante, el conocimiento del ambiente chaqueño es todavía fragmentario, y en ciertos aspectos bastante superficial, sobre todo desde el punto de vista funcional y ecológico.

* Trabajo realizado mediante un subsidio de la Secretaría de Ciencia y Tecnología. (SECYT)

** Carrera del Investigador Científico, CONICET. Centro de Zoología Aplicada, Universidad Nacional de Córdoba. Casilla de Correos 122, Córdoba, Argentina.

ECOSUR	Argentina	ISSN 0325-108X	v. 7	n.14	pág. 111-159	setiembre 1980

Dentro de este panorama, resulta claro que los estudios de la vegetación muestran un apreciable adelanto relativo con respecto a los faunísticos. Baste citar, como ejemplo de nuestro desconocimiento, el hecho de que recientemente se haya encontrado una nueva especie (y género!) de un mamífero tan conspicuo como lo es un pecarí, considerado hasta ese momento como extinguido. Tal es el caso de *Catagonus wagneri* (Wetzel *et al.* 1975).

Es evidente la necesidad y urgencia de avanzar en el conocimiento de la ecología de una región de tamaña extensión e importancia, sobre todo teniendo en cuenta el rápido cambio que está sufriendo a causa de la actividad humana, el que en muchos casos significa la degradación o aún la pérdida completa de sus recursos naturales mucho antes de que se tenga una idea razonablemente coherente y operativa de su forma óptima de manejo.

El propósito de la presente revisión es contribuir a ese objetivo ofreciendo una síntesis de la información disponible sobre el componente animal del ecosistema chaqueño, la que ha sido elaborada como parte de un proyecto integral de estudios en desarrollo. Su enfoque es más bien selectivo que exhaustivo, dirigido principalmente hacia aspectos dinámicos y funcionales y centrado en los ambientes terrestres.

Es inevitable que resulte incompleta, esquemática y desequilibrada, ya que ello refleja el estado actual de los conocimientos. No obstante, estimo que resulta necesario contar con síntesis regionales -perfectibles en sucesivas aproximaciones- que puedan servir de base de partida a los investigadores interesados en el tema.

LA PROVINCIA BIOGEOGRÁFICA CHAQUEÑA

La enorme planicie cuaternaria conocida como el Gran Chaco es una región natural de aproximadamente un millón de kilómetros cuadrados que se extiende sobre partes de Bolivia, Paraguay, Brasil y Argentina. Su vegetación, un mosaico de bosques, montes, sabanas y pastizales, aunque heterogénea en fisionomía y también en su ecología, alberga muchos elementos florísticos y faunísticos comunes que la caracterizan como una gran unidad biogeográfica: la provincia Chaqueña (Cabrera y Willink 1973).

Esta región forma parte de una diagonal de formaciones vegetales abiertas que atraviesan la América del Sur de noreste a suroeste, incluyendo dos áreas de bosques xerófilos, el Chaco por un lado y la Caatinga del nordeste brasileño por otro, unidas por un corredor de sabanas tropicales más húmedas, el "Cerrado", el cual corre bordeado por la selva tropical amazónica en el oeste y la selva costera por el este (Bucher, en prensa).

Dicho corredor, llamado "la diagonal de las formaciones abiertas" por Vanzolini (1974) ha sido, según Webb (1978), parte de una de las vías de penetración de la fauna de sabanas proveniente de Norte América durante el Pleistoceno. Este autor la denomina "la ruta oriental de sabanas" o "ruta baja", en contraposición a la "ruta alta" andino-patagónica. Ambas, merece señalarse, confluyen en el Chaco.

Algunas áreas del Chaco muestran una enorme similitud fisionómica con la Caatinga brasileña (Hueck 1966), y ambas regiones comparten un gran número de especies, muchas de las cuales tienen una distribución disyunta, ocurriendo en la Caatinga y en el Chaco pero estando ausentes del Cerrado.

Esta afinidad biogeográfica se evidencia cuando se comparan las faunas de anuros (Lutz 1967), lagartos (Vanzolini 1974) y aves (Short 1975). Al mismo tiempo, tanto el Chaco como la Caatinga poseen un bajo número de endemismos, como surge al estudiar hormigas (Kusnezov 1963), lagartos (Vanzolini 1974) y aves (Short 1975). En general, dichos autores consideran que la mayor parte de la fauna chaqueña actual ha derivado de otras áreas. Esta estrecha afinidad con áreas vecinas ha llevado a Short a considerar la avifauna chaqueña como "a nonentity", y Vanzolini (1974) concluye que no puede hablarse de una fauna de la Caatinga o del Chaco, sino de la fauna de la gran diagonal de formaciones abiertas.

Tal patrón biogeográfico está vinculado sin dudas a los cambios climáticos ocurridos en Sudamérica en tiempos relativamente recientes, los que han determinado grandes oscilaciones en los límites de todas las formaciones xéricas (ver Ab'Saber 1977, Solbrig 1976 y Vuilleumier 1971). No obstante, mucho queda todavía por ser descubierto sobre los ambientes pleistocénicos chaqueños antes de que pueda obtenerse un panorama claro sobre el origen y vinculaciones de la biota chaqueña.

EL AMBIENTE FÍSICO

Clima:

Información detallada sobre el clima chaqueño puede encontrarse en Galmarini y Raffo del Campo (1964). El Chaco se ubica dentro de una región semiárida a semihúmeda, y sus precipitaciones van desde unos 1.200 mm anuales en el este hasta un mínimo de 450 mm en el suroeste. Sobre las montañas pampeanas y subandinas que lo limitan por el oeste la precipitación vuelve a incrementarse por efecto orográfico. El régimen es fuertemente estacional, con más del 80% de la lluvia concentrada en el verano (octubre a abril). Esto implica la existencia de una estación seca bien definida, que tiene una duración de dos meses en el este y hasta siete en el oeste. Como es típico en este tipo de climas, el régimen de lluvias es bastante irregular, tanto en términos de variación temporal como espacial.

La variación temporal se manifiesta en diferentes escalas de tiempo: anual (el coeficiente de variación va de 0.20 a 0.30), mensual (con la presencia de la estación seca) y entre días (las lluvias suelen producirse en tandas de días lluviosos). En cuanto al patrón espacial, la escala de variaciones también va desde el nivel subregional hasta áreas de unos 10 km de diámetro, por cuanto una buena parte de la precipitación se origina en tormentas convectivas locales que abarcan aproximadamente esa superficie.

Toda la región se ubica dentro del cinturón subtropical, con temperaturas que decrecen en un suave gradiente norte-sur. Aunque esencialmente cálida

(la temperatura media anual varía entre 24 y 19 C), puede ser alcanzada por frentes de aire frío que producen heladas en todo su territorio, habiéndose registrado temperaturas mínimas absolutas menores de −10 C.

Suelos:

Los suelos del Chaco se originan a partir de una enorme cuenca sedimentaria rellenada bajo condiciones eólicas, fluviales y aún marinas. En general su textura va en aumento de este a oeste. Desde el punto de vista de la fauna interesa señalar que se trata de suelos en general profundos, donde las rocas están ausentes totalmente (excepto en las áreas montañosas del Chaco serrano), no existiendo impedimentos a los hábitos cavadores de los animales.

La presencia de suelos salinos y aún de extensas salinas constituyen otro aspecto distintivo de la región chaqueña.

Para información general sobre los suelos del Chaco, además de las monografías regionales que se mencionan en la sección sobre vegetación, puede consultarse a Beek y Bramao (1968) y Papadakis (1973).

VEGETACIÓN

La vegetación chaqueña ha sido relativamente bien estudiada, particularmente dentro del territorio argentino. Una buena síntesis puede encontrarse en Hueck (1966) y en Ragonese y Castiglioni (1970). Sarmiento (1972) analiza aspectos adaptativos de la vegetación chaqueña en comparación con otras formaciones estacionales de Sudamérica. Se dispone de estudios regionales detallados para las provincias del Chaco (Morello y Adamoli 1974), Salta (Adamoli *et al.* 1972) y norte de Córdoba (Sayago 1969).

El tipo de vegetación predominante es el de un parque, esto es, un mosaico de bosques abiertos o densos alternando con pastizales. En general, este paisaje de parque es determinado por la distribución relativa de tierras altas con suelos bien drenados, ocupados por bosques y pastizales pirógenos, y depresiones con pastizales edáficos, sabanas con palmeras, etc., lo que a su vez está vinculado a ligeras y a veces imperceptibles diferencias topográficas y edáficas asociadas. Tal patrón no favorece la aparición de una sabana *sensu stricto* (pastizales continuos salpicados de árboles o arbustos aislados), las que son raras en el Chaco, a diferencia de lo que ocurre en otras áreas semiáridas similares tal como en las sabanas africanas, por ejemplo.

La heterogeneidad fisionómica de la vegetación chaqueña primitiva es alta, tanto entre comunidades como dentro de cada una de ellas. La primera resulta de diferencias edáficas y climáticas en distintas escalas, mientras que la segunda es debida a que las condiciones de semiaridez favorecen una considerable diversidad en las formas biológicas predominantes. No obstante, la introducción del ganado doméstico ha homogeneizado apreciablemente el paisaje, favoreciendo la eliminación de los pastizales y la difusión de ciertas leñosas, dando lugar a arbustales densos que se extienden monótonamente por áreas enormes. Una descripción detallada de las distintas fisionomías chaqueñas puede obtenerse en Cabrera (1976) y Morello y Adamoli (1968).

División regional

La región Chaqueña argentina puede ser dividida en las siguientes subregiones, de acuerdo con Morello y Adamoli (1968) y siguiendo la denominación utilizada por Cabrera y Willink (1973) (fig. 1).

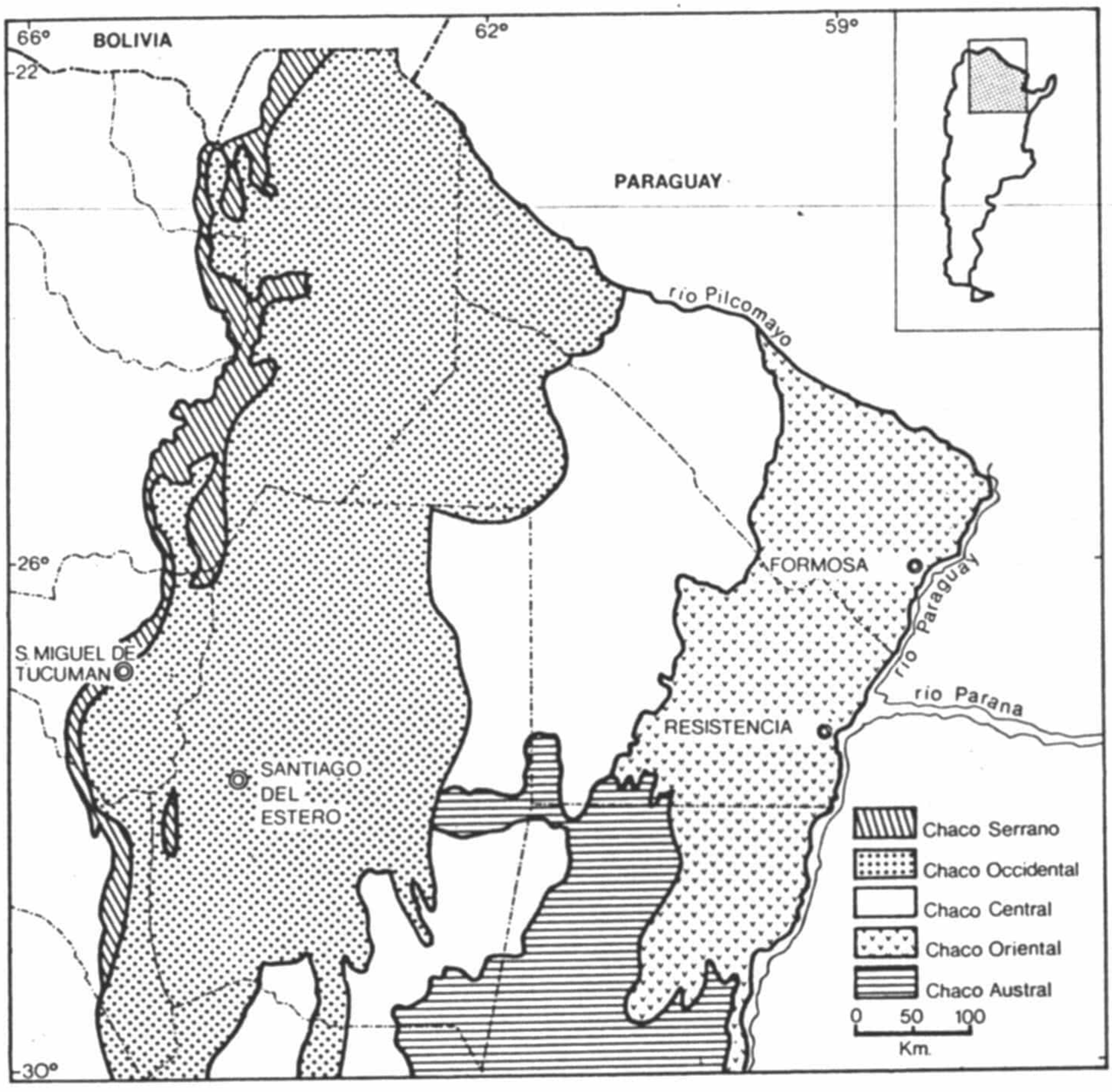

Fig. 1. Subregiones del Chaco argentino, de acuerdo con Morello y Adamoli (1968).

Chaco oriental:

Denominada "Chaco de esteros, cañadas y selvas de ribera" por Morello y Adamoli (1968). Cubre lá parte más húmeda de la llanura chaqueña, con una precipitación anual entre 900 y 1.200 mm. La estación seca no dura más de unos dos meses. Se caracteriza por una gran abundancia de ambientes acuáticos cubiertos por una rica vegetación, paisaje que contrasta fuertemente con la marcada aridez del Chaco occidental.

El tipo dominante de vegetación es un parque, con una vegetación boscosa que alcanza en el estrato superior a unos 25 a 30 m. Otros tipos importantes son las selvas en galería (fig. 2), los bosques bajos dominados por *Prosopis* spp. en suelos salinos, y sabanas y bosques mixtos con la palmera caranday (*Copernicia alba*) en suelos inundables (fig. 3). Los pastizales edáficos están ampliamente dispersos, y alternan con esteros y cañadas (fig. 4). En Morello y Adamoli (1974) puede encontrarse una descripción detallada de la vegetación de esta región.

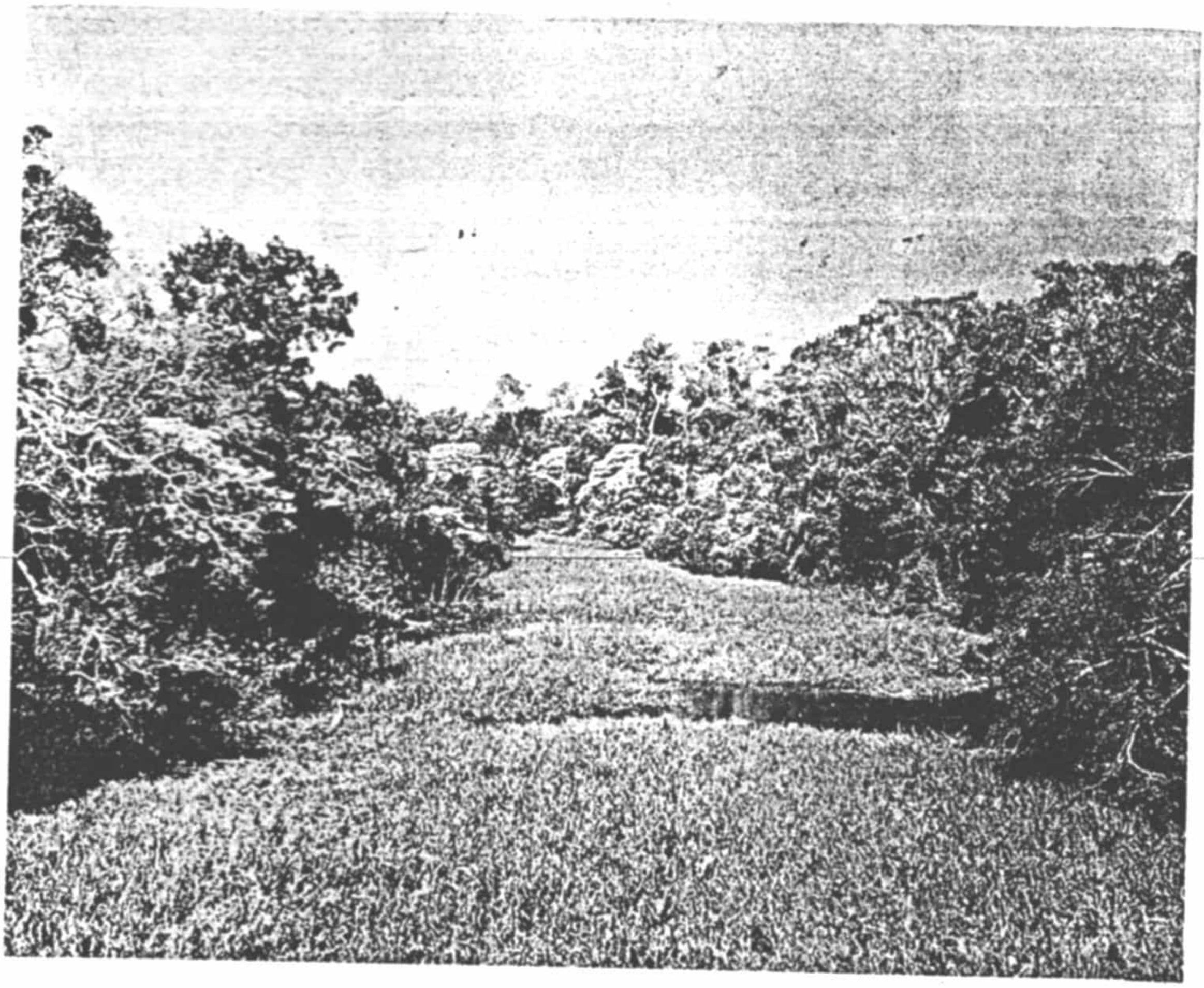

Fig. 2. Bosque en galería cerca de Puerto Vélaz, Formosa. A través de los bosques en galería muchos elementos faunísticos subtropicales penetran profundamente en territorio chaqueño.

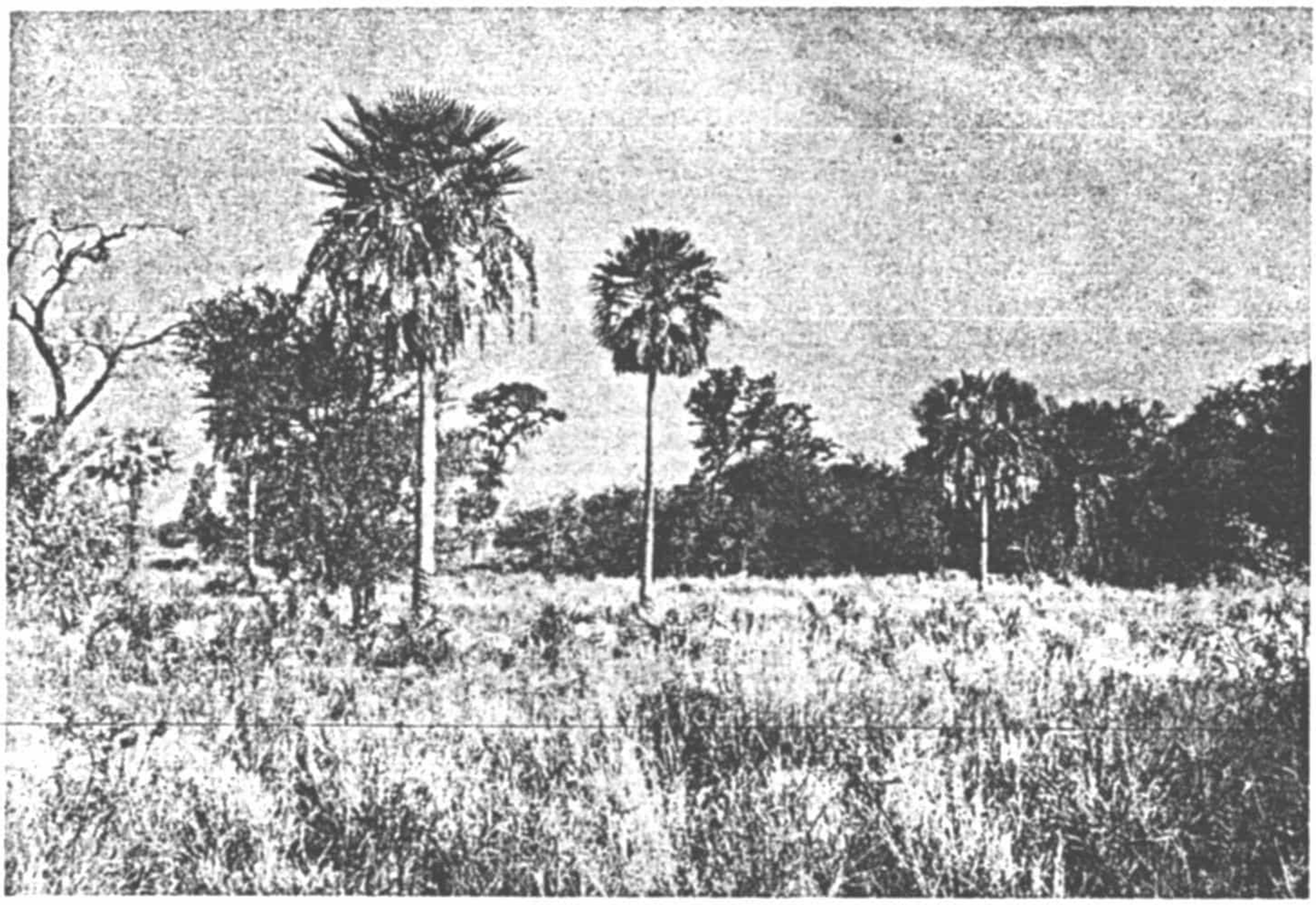

Fig. 3. Sabanas y bosques mixtos con palmera caranday (*Copernicia alba*) en suelos inundables. Chaco oriental (Formosa).

Fig. 4. Lagunas y esteros intercalados con bosque alto. Paisaje típico del Chaco oriental.

Chaco central:

Llamado "Chaco de parques y sabanas secas" por Morello y Adamoli (1968). Esta formación no es muy caracterizable, y es considerada como un ecotono entre el Chaco oriental y el occidental. La estación seca dura entre cuatro y cinco meses. Buena parte de las tierra ha sido dedicada al cultivo del algodón. Los bosques y pastizales (edáficos y pirógenos) se alternan en diferentes proporciones y combinaciones (figs. 5 y 6).

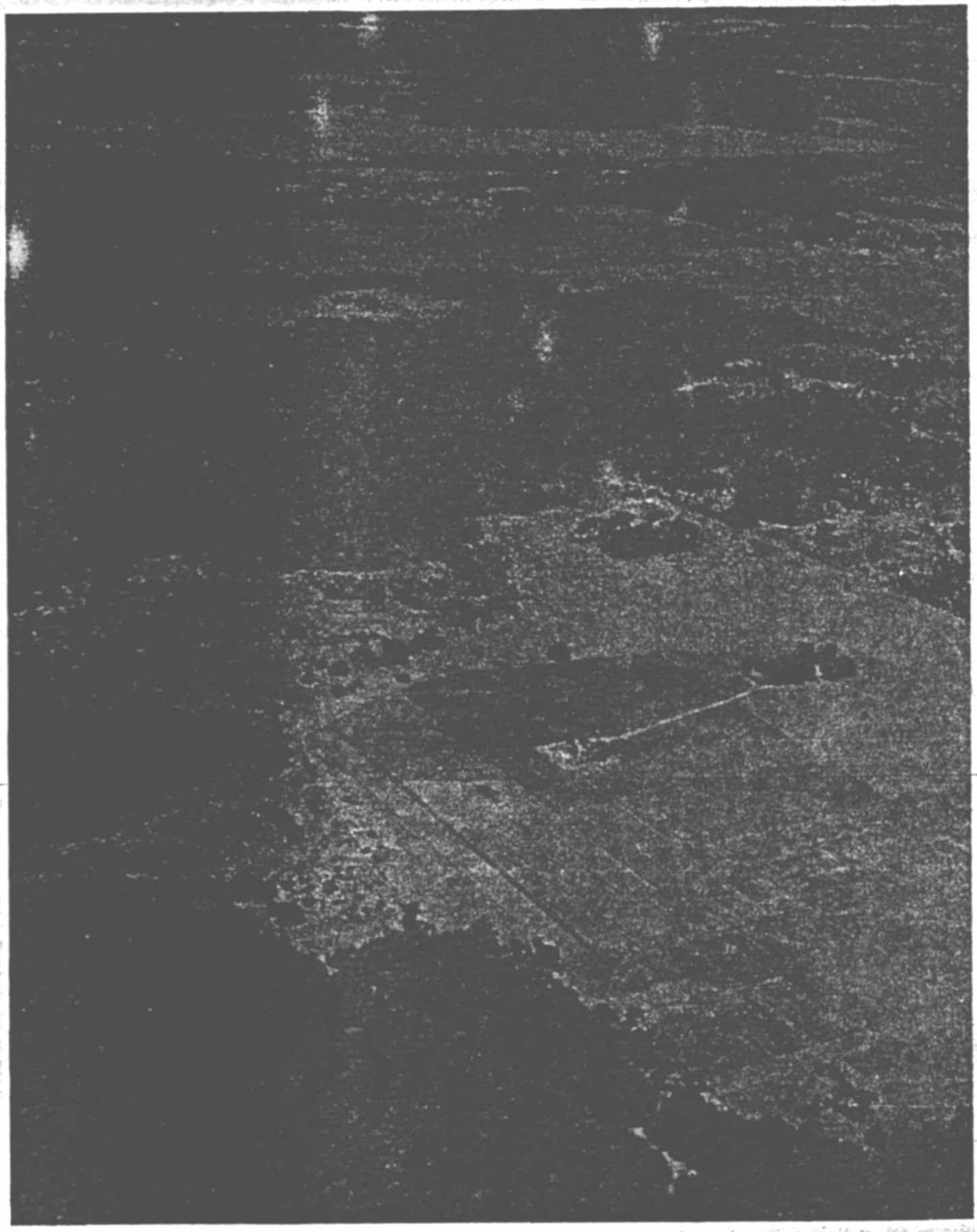

Fig. 5. Vegetación de parque en el Chaco central. La agricultura tiende a expandirse a partir de áreas ocupadas por pastizales.

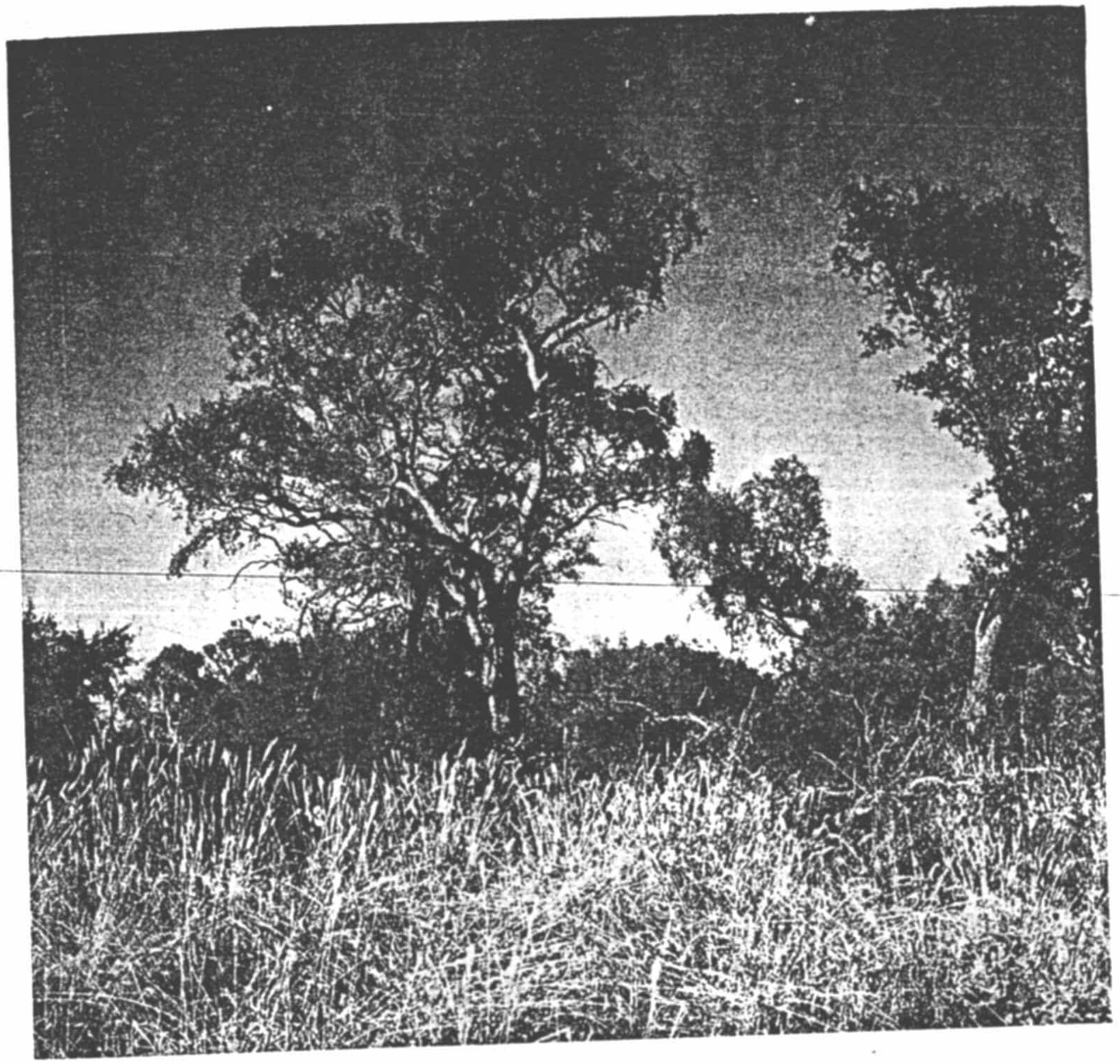

Fig. 6. Bosque xerófilo chaqueño dominado por quebrachos (*Schinopsis* spp.) y con abras con pastizales. Chaco central.

Chaco occidental:

Denominado "Chaco leñosa" por Morello y Adamoli (1968). La precipitación pluvial anual va desde 700 mm en el límite con el Chaco central hasta unos 450 mm en el suroeste. Los árboles más altos alcanzan 16-18 m. Es la parte más leñosa del Chaco, donde en la actualidad los pastizales han sido completamente eliminados por acción humana.

El tipo de vegetación dominante es el bosque xerófilo, en algunos lugares extremadamente degradado (fig. 7). Dentro de la región hay vastas áreas salinas, usualmente cubiertas por matorrales halofíticos (fig. 8). En Ragonese y Covas (1951) puede encontrarse un análisis detallado de la vegetación de las salinas.

Fig. 7. Bosque xerófilo del Chaco occidental. Los troncos quemados de la derecha indican el efecto de antiguos incendios. Cercanías de Taco Pozo, Chaco.

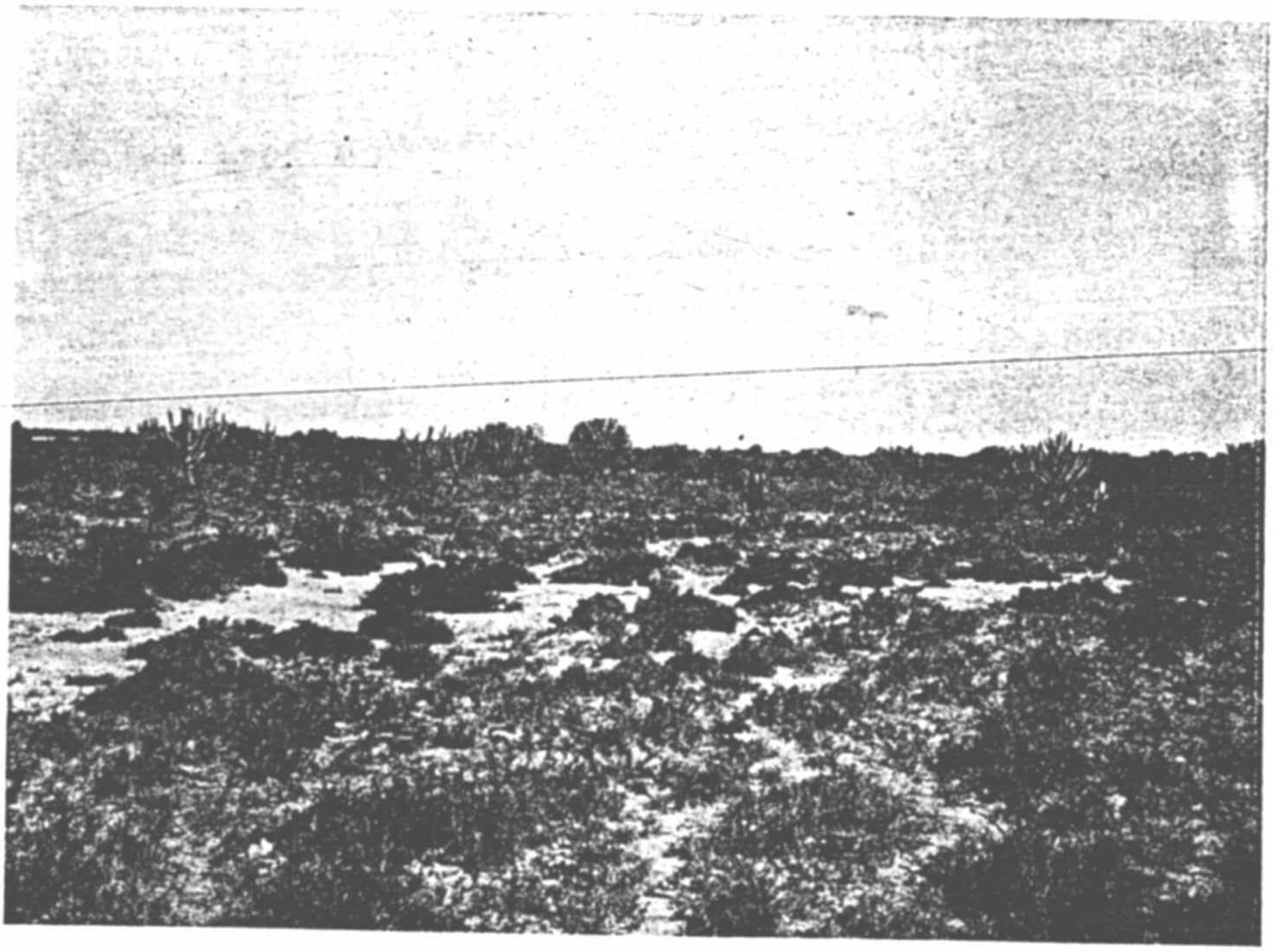

Fig. 8. Vegetación halófila de suelos salinos del Chaco occidental. Salinas Grandes.

Chaco serrano:

Se lo encuentra en las estribaciones de las sierras que limitan el Chaco por el oeste y sur, donde se registra un incremento en la precipitación por acción orográfica. La vegetación predominante es la de bosques secos montanos alternando con pastizales, a veces con la palmera *Thritinax campestris* (fig. 9). La vegetación serrana en el norte de Córdoba ha sido estudiada por Sayago (1969).

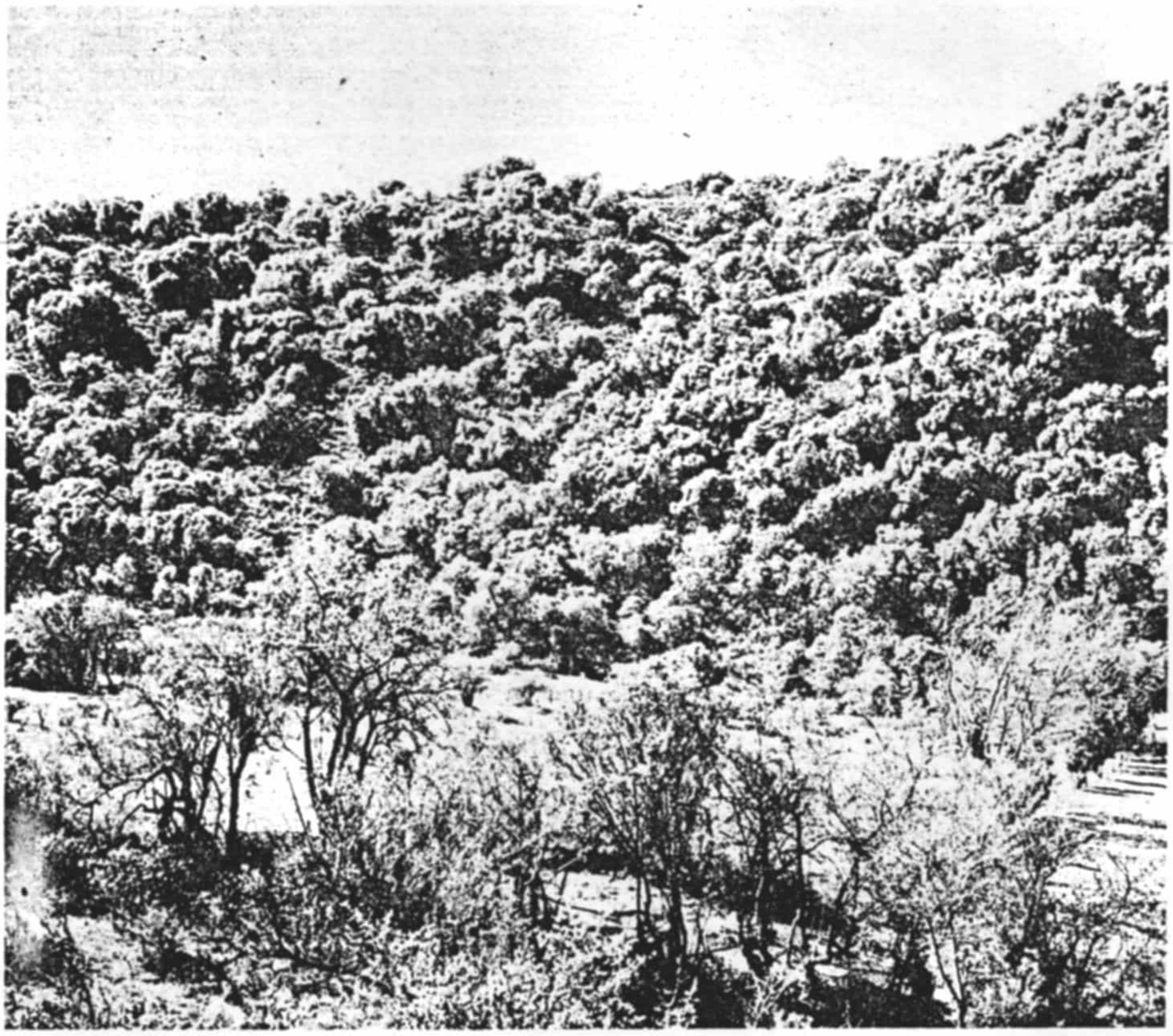

Fig. 9. Chaco serrano. Bosque dominado por *Lithraea ternifolia* (molle) y *Fagara coco* (coco). Río Ceballos, Córdoba.

Chaco austral:

Denominado "Chaco de pastizales y sabanas" por Morello y Adamoli (1968). Se ubica en el ecotono entre el Chaco y la región pampeana. El relieve es muy plano, con drenaje deficiente y suelos inundados periódicamente (bajos submeridionales). La vegetación dominante es la de sabanas con árboles (*Prosopis* spp.) muy espaciados (fig. 10).

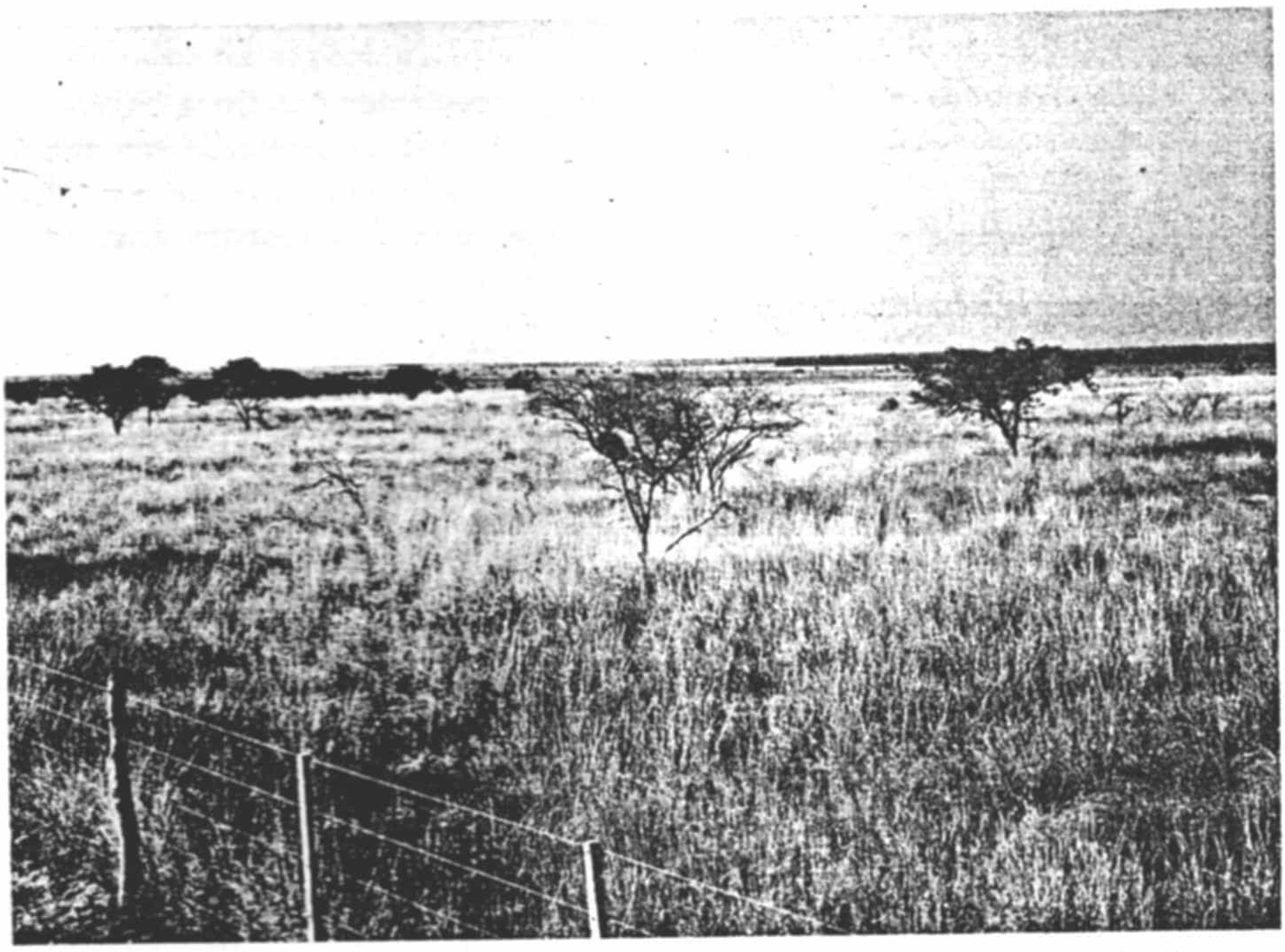

Fig. 10. Chaco austral. Sabanas de espartillares de *Elionurus* con leñosas. Los Juríes, Santiago del Estero.

Principales tipos de ambientes

De acuerdo con el criterio simplificado utilizado por Short (1975) que parece adecuado desde el punto de vista faunístico, los principales tipos de ambientes del Chaco pueden ser sumarizados de la siguiente forma:

1. Ambientes acuáticos

Los espejos de agua permanentes son raros en el Chaco, y entre ellos deben incluirse los ríos principales que lo atraviesan, los bañados de Mato Grosso en Brasil y Santa Cruz en Bolivia (Short 1975) y a mi juicio, la laguna de Mar Chiquita en Córdoba. Esta última, si bien se encuentra en el límite sur del Chaco, resulta el colector final de la cuenca del río Salí-Dulce y tiene profunda vinculación con el ambiente chaqueño.

2. Ambientes terrestres

Vegetación herbácea predominante:

a) *Tierras cultivadas y pasturas artificiales*. Una porción importante y siempre creciente ha sido incorporada a la agricultura, sobre todo en el Chaco oriental y central. El avance de la agricultura sobre el bosque crea un típico "paisaje en mosaico" (fig. 5) el que favorece el desarrollo de ciertas poblaciones animales, particularmente aves granívoras (ver más adelante).

b) *Dunas de arena.* Especialmente en el norte de Paraguay y Santa Cruz, Bolivia.

c) *Depresiones salinas.* Cubiertas con vegetación halofítica baja y en las que hay acumulaciones más o menos temporarias de agua con una fauna bien caracterizada (Salinas Grandes, bañados del río Dulce, etc.) (fig. 8).

d) *Pastizales y sabanas.* Especialmente en el Chaco austral (fig. 10).

Vegetación arbórea predominante.

e) *Bosque xerófilo* (quebrachales, palosantales, algarrobales). Dominados por *Schinopsis* spp., *Aspidosperma quebracho-blanco*, *Bulnesia sarmientoi*, *Prosopis* spp. Se trata del típico bosque chaqueño, y cubre áreas vastísimas. Pueden distinguirse numerosas variaciones fisionómicas y florísticas vinculadas a factores edáficos, etapas sucesionales por incendio o alteración humana, pastoreo, etc. (figs. 6 y 7).

f) *Esteros, cañadas y sabanas de palmeras intercaladas con bosque alto.* Vegetación del tipo del pantanal de Mato Grosso, periodicamente inundada. Frecuente en el Chaco oriental, donde constituye el paisaje predominante (fig. 4). Se trata de un habitat muy favorable para los anfibios (ver Cei y Roig 1964), para la avifauna acuática y para mamíferos tales como el ciervo de los pántanos (*Blastocerus dichotomus*), el carpincho (*Hydrochoerus hydrochoeris*), ratas de agua (*Holochilus* spp.) y el coipo (*Myocastor coipus*).

g) *Bosques y selvas en galería.* Se extienden a lo largo de los ríos Paraná y Paraguay y varios de sus tributarios (fig. 2). A través de ellos, muchos elementos faunísticos y florísticos de las selvas subtropicales penetran profundamente en el territorio chaqueño.

LA FAUNA CHAQUEÑA

Mamíferos

En general, la fauna mastozoológica chaqueña impresiona como pobre (Ojeda y Barquez 1976). Las especies más importantes, reunidas en grupos funcionales, se indican en el Apéndice I.

Desde el punto de vista ecológico se la conoce poco, especialmente dentro del contexto del ambiente chaqueño. Algunas especies han sido estudiadas en detalle, pero no siempre en la región. Tal es el caso de la vizcacha (*Lagostomus maximus*) en Entre Ríos (Llanos y Crespo 1952); de la subespecie pampeana del zorro gris (*Dusicyon gymnocerqus antiquus*) en La Pampa (Crespo 1971), del cuis (*Microcavia australis*) (Rood 1970, Contreras y Roig 1978), y del gato de monte (*Felis geoffroyi*) (Berrie 1978).

Crespo *et al.* (1961) realizaron observaciones sobre el vampiro (*Desmodus rotundus*) y la fauna asociada a su habitat en áreas chaqueñas del norte de Córdoba. Es reciente el descubrimiento de una nueva especie de pecarí, *Catagonus wagneri*, la que tiene una distribución esencialmente chaqueña (Wetzel *et al.* 1975, Olrog *et al.* 1976).

Información sobre la distribución, tamaño de los grupos y hábitos reproductivos en cautividad del mono carayá (*Alouatta caraya*) han sido dados a conocer por Colillas y Copo (1978) como parte de investigaciones en marcha sobre los primates de la región.

La dieta, movimientos y radio de acción del armadillo (*Chaetophractus vellerosus*) en el noroeste argentino han sido estudiados por Greegor (1980 *a* y *b*).

Aves

Short (1975) en una amplia revisión de la zoogeografía de la avifauna chaqueña lista 409 especies en la misma, incluyendo 23 que apenas alcanzan sus bordes. En Olrog (1969) pueden encontrarse comentarios sobre la avifauna característica asociada a los ambientes naturales sudamericanos, incluyendo la faja subtropical que comprende al Chaco. La mayoría de las especies de ambientes acuáticos están incluídas en la guía elaborada por Nores e Izurieta (1980).

La paloma torcaza (*Zenaida auriculata*) ha sido estudiada en detalle dentro del contexto chaqueño, particularmente en áreas donde el desarrollo agrícola reemplaza la vegetación boscosa primitiva (Bucher y Nores 1976, Bucher *et al.* 1977, Bucher y Orueta 1977).

No existe una idea clara de la importancia de las migraciones dentro del Chaco, aunque es probable que las mismas sean importantes dada la marcada estacionalidad de su clima. Las observaciones realizadas por Alabarce y Lucero (1977) soportarían esta idea, aunque el tema requiere mayores investigaciones.

Reptiles

La lista tentativa de los reptiles chaqueños se incluye en el Apéndice II.

Serpientes:

La lista de especies correspondientes a Santiago del Estero, provincia ubicada íntegramente dentro del Chaco (fig. 1), y que se detalla en el Apéndice I, incluye 24 especies, de las cuales 13% son subterráneas, 21% semisubterráneas, 54% terrestres, 8% arborícolas y 4% semiacuáticas (1 especie).

Esta fauna incluye cuatro especies venenosas para el hombre: cascabel (*Crotalus durissus*), yararará grande (*Bothrops alternatus*), yararará chica (*Bothrops neuwiedii*) y coral (*Micrurus frontalis*). El ritmo anual de captura de ejemplares para serpentarios de estas especies ha sido estudiado por Ábalos y Bucher (1970) y se indica en la fig. 11.

La distribución de *Bothrops alternatus* en Santiago del Estero ha sido relacionada con ambientes de pastizales húmedos del Chaco central, y su límite occidental de distribución coincide claramente con el de esta subregión, al menos dentro de esa provincia (Bucher 1971).

Existen tres especies cuya coloración es mímica de la coral (*Micrurus fronta-*

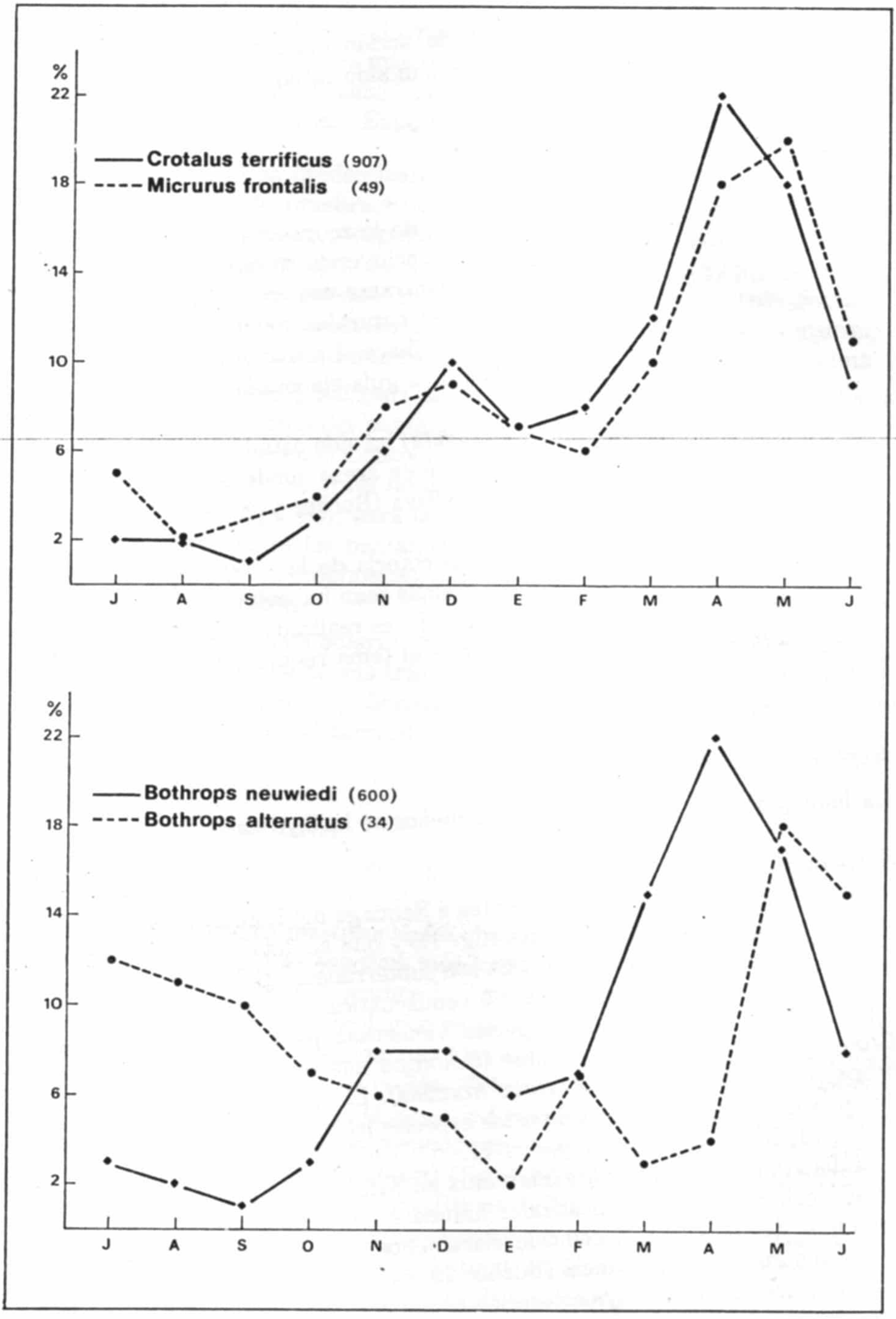

Fig. 11. Entrada mensual (en porcientos del total indicado entre paréntesis) de serpientes venenosas al Serpentario de Santiago del Estero en el período 1959-1966. En todos los casos se registra un máximo absoluto a fines del verano y comienzos del otoño, época en que ocurren la mayoría de los accidentes. Datos de Ábalos y Bucher (1970).

lis). Ellas son *Elapomorphus tricolor, Lystrophis semicinctus* y *Oxyrophus rombifer.* Todas ellas son de hábitos semisubterráneos.

Tres especies son ofiófagas: *Clelia clelia*, *C. occipitolutea* y *Micrurus frontalis.*

Es posible que la utilización de hormigueros de *Acromyrmex* para la oviposición por parte de ofidios y lacertilios, tal como ha sido encontrado en el Uruguay por Vaz Ferreira *et al.* (1970 y 1973), también se de en el Chaco, sobre todo teniendo en cuenta que varias de las especies de hormigas y reptiles citadas pertenecen también a la fauna chaqueña.

Lagartos

La fauna de lagartos chaqueños es muy poco conocida, sobre todo desde el punto de vista ecológico. La lista de especies, incluída en el Apéndice II, es probable que deba ser expandida cuando se hagan estudios más detallados.

En el Chaco occidental de Tucumán (J. M. Chani, com. pers.), *Tupinambis rufescens* es común en pastizales y vizcacherales. Dentro del bosque, en lugares abiertos son comunes *Teious teyou*, *Liolaemus* spp. y *Leiosaurus* sp. Bajo el sotobosque se suele encontrar *Kentropyx* sp.. *Tropidurus spinolosus* es la especie arborícola predominante.

Tortugas y yacarés.

La especie predominante es *Geochelone chilensis*, abundante en algunas regiones, pero cuya población en general se encuentra declinante debido a la intensa persecución de que es objeto. Lo mismo ocurre con *Caiman latirrostris*, circunscripto a los principales cursos de agua del Chaco oriental, principalmente.

Anfibios

La lista tentativa de las especies chaqueñas se incluye en el Apéndice III. Sobre la taxonomía, distribución y algunos aspectos ecológicos se han ocupado varios autores. Como síntesis y fuentes de referencias pueden consultarse a Gallardo (1966, 1979), Di Tada *et al.* (1976) y Blair (1976). Este último autor se refiere a especies del Monte que también ocurren en el Chaco. En Blair (1970) pueden encontrarse comentarios sobre especies convergentes entre el Chaco y el mesquital norteamericano.

Entre los anfibios chaqueños se destaca la rana coralina (*Leptodactylus laticeps*), especie rara y básicamente endémica. Es de coloración aposemática y su piel produce secreciones tóxicas para el hombre. Otra especie de coloración aposemática es *Melanophryniscus stelzneri.*

Principales tipos de habitats

Los principales tipos de habitats ocupados por los anfibios chaqueños se detallan a continuación (basado en parte en Vellard 1948).

a) *Cursos o cuerpos de agua permanentes*: no muy frecuentes, permiten a las formas mesófilas penetrar profundamente en la región semiárida occidental.

Típica de estos ambientes es *Leptodactylus ocellatus*, y en menor medida *Bufo arenarum*, especie que muestra mayor independencia y aparece en otros ambientes.

b) *Lagunas, esteros y cañadas tipo "pantanal"*: ambiente característico del chaco oriental (fig. 10), constituye un habitat óptimo para los anfibios. En este tipo de ambiente (Chaco santafesino, entre Vera y Tostado) Cei y Roig (1964) encontraron 22 especies, cuyos "territorios de canto" son descritos en dicho trabajo.

c) *Lagunas temporarias*: Se trata del biotopo más difundido en el Chaco, ligado a las lluvias estacionales, y el único disponible cuando se avanza hacia el oeste árido. Muchas especies están adaptadas para reproducirse en ellas (ver más adelante), y varias pasan la estación seca enterradas en el lecho seco (especies de *Ceratophrys* y *Lepidobatrachus*, por ejemplo). Un caso particular lo constituyen las lagunas saladas, frecuentes en el Chaco occidental, que albergan una fauna bien definida, integrada fundamentalmente por las siguientes especies (Cei 1955 *a*, Di Tada *et al.* 1976):

Chacophrys pierotti
Lepidobatrachus llanensis
Lepidobatrachus asper
Pleurodema sp.

d) *Ambientes terrestres*: algunas especies están adaptadas para sobrevivir lejos del agua, al menos temporariamente. Entre ellas puede mencionarse a *Bufo paracnemis* (el mayor anfibio chaqueño), *Bufo* spp., *Leptodactylus bufonius* y *L. laticeps*. Estas dos últimas suelen habitar cuevas de vizcachas y hormigueros abandonados. Dos especies de Hylidae (*Elachistocleis bicolor* e *Hypopachus mulleri*) se alimentan de termites y se las encuentra bajo troncos caídos, mientras que en áreas cubiertas por densas asociaciones de bromeliáceas terrestres se pueden encontrar cinco especies de Hylidae viviendo en el agua acumulada en la base de las hojas. Otras especies se refugian en huecos de árboles, tal como *Hyla venulosa* (Vellard 1948).

e) *Cursos de agua de montaña del Chaco serrano*: los arroyos de montaña albergan una fauna característica, adaptada a condiciones más mésicas y menos cálidas que las de la llanura chaqueña. En las sierras de Córdoba, las especies que los habitan son (R. Martori, com. pers.):

Hyla pulchella
Phyllomedusa sauvagii
Melanophryniscus stelzneri
Odontophrynus occidentalis
Odontophrynus americanus
Leptodactylus mystacinus
Leptodactylus ocellatus
Leptodactylus gracilis
Physalaemus biligonigerus
Bufo arenarum

Adaptaciones de los anfibios chaqueños.

Los problemas adaptativos que enfrentan los anfibios tienen características especiales dentro de los vertebrados, vinculados a su gran dependencia del agua. En ambientes chaqueños, los factores limitantes críticos están vinculados, por un lado, a las altas temperaturas y una disponibilidad limitada de agua que dificultan el mantenimiento de un adecuado balance hídrico del medio interno; y por otro, a lo irregular y estacional de las lluvias que aportan los cuerpos de agua necesarios para la reproducción de la mayoría de las especies.

Frente a estas limitantes, los anfibios chaqueños muestran una amplia gama de adaptaciones, comunes a muchas especies de ambientes áridos (Mayhew 1968).

Conservación del agua: a nivel anatómico-fisiológico, se destacan la piel relativamente impermeable del género *Bufo*, y la piel de *Lepidobatrachus asper*, que es fina en verano (cuando es acuático) y más gruesa en períodos de sequía (Reig y Cei 1963). A partir de células compactadas del estrato córneo, *Lepidobatrachus llanensis* es capaz de formar un cocón que lo protege de la desecación (Mc Clanahan *et al.* 1979). Lo mismo ha sido observado en *Ceratophrys* por Gallardo (1979).

La pérdida de agua es reducida mediante la retención de urea en *Phyllomedusa sauvagi* (se trata de una especie uricotélica) lo que aumenta la presión osmótica de su medio interno (Blair 1976). Esta misma especie es capaz de controlar la pérdida de agua por la piel, al punto que su velocidad de desecación es más similar a la de los lagartos de desierto que a otros anuros (Shoemaker *et al.* 1972). También es capaz de enquistarse en ramas de árboles mediante una secreción lípida proveniente de glándulas cutáneas que forman un cocón fino y flexible, pero impermeable.

Entre las adaptaciones etológicas, se cuentan los hábitos cavícolas, muy frecuentes entre los animales chaqueños (ver más adelante). Muchas especies pasan la época seca enterradas hasta el punto de que el período de actividad de los adultos puede ser muy corto y reducido a los momentos de lluvia (como es el caso de las especies de *Lepidobatrachus*).

Las especies de *Ceratophrys*, *Lepidobatrachus*, *Odontophrynus* y *Pleurodema* poseen tubérculos tarsales o metatarsales que facilitan la excavación. Hay especies que utilizan cuevas producidas por otros animales. Tal es el caso de *Leptodactylus laticeps*, *L. bufonius*, *L. chaquensis* y *Bufo arenarum*, las que suelen encontrarse en cuevas de roedores, particularmente de vizcachas. *Leptodactylus bufonius* también suele habitar hormigueros abandonados de *Atta vollenweideri* (Martínez Achenbach 1962). Otra adaptación para resistir la estación seca es la de *Hyla venulosa*, que se refugia en huecos de árboles impermeabilizados por secreciones cutáneas (Gallardo 1979).

Adaptaciones reproductivas: la mayor parte de las especies chaqueñas depende de cuerpos de agua temporales para su reproducción. Dado lo impredecible de las lluvias y la corta vida de esos depósitos, una buena parte de ellas tiende

a criar en forma oportunista, desencadenando todo el ciclo reproductivo con rapidez una vez que se han producido lluvias de la intensidad adecuada (Cei 1949).

La necesidad de completar el ciclo con la mayor velocidad posible en estos ambientes efímeros ha favorecido otras adaptaciones paralelas, tales como un desarrollo larval acelerado, la presencia de canibalismo en renacuajos -presente en los Ceratophrynidae chaqueños y también en *Lepidobatrachus llanensis* (Hulse 1978)- y la resistencia a las altas temperaturas del agua.

Los nidos de espuma, donde quedan protegidos los huevos, constituyen otra adaptación de algunos anfibios chaqueños. En ciertas especies éstos son flotantes (*Leptodactylus chaquensis*, *L. laticeps* y las especies de *Physalaemus* y *Pleurodema*), mientras que en otras, más evolucionadas, los nidos de espuma se instalan en cuevas hechas en el barro cerca del agua (*Leptodactylus bufonius*, *L. latinasus*, *L. sibilator*) (Gallardo 1979). Las ventajas adaptativas de estos últimos radicarían según Heyer (1969) en una mayor protección contra la desecación y en la posibilidad de un desarrollo precoz de los renacuajos una vez liberados. Los hábitos reproductivos de *Leptodactylus bufonius* han sido descritos en detalle por Cei (1949) y los de *L. latinasus* (= *prognathus*) por Gallardo (1958).

Invertebrados

La fauna de invertebrados del Chaco es apenas conocida, existiendo vacíos enormes. Los artrópodos aparentan ser el grupo mejor estudiado. Un análisis ecológico de la fauna de artrópodos del bosque chaqueño occidental ha sido llevado a cabo por Bucher (1974) en la provincia de Tucumán.

De este trabajo surge la gran importancia que tienen las hormigas dentro del ambiente chaqueño, al punto que la notable abundancia y diversificación de su mirmecofauna constituyen un rasgo que distingue y caracteriza a esta región natural. Las hormigas cortadoras (Attini) son partícularmente significativas como herbívoros, reducidores de detritos y agentes modificadores del suelo (ver más adelante).

Principales grupos funcionales

Consumidores

a) Chupadores de savia: Cicadeloidea, Pentatomidae, Lygaeidae.
b) Herbívoros: hormigas cortadoras (Attini), tucuras y langostas (Acridoidea), coleópteros (Chrysomelidae, Coccinelidae, Melolonthinae), mariposas nocturnas (Noctuidae). Esporádicamente se registran explosiones de orugas fitófagas (particularmente *Halisidota steinbachi*, Arctiidae) las que pueden defoliar severamente la mayoría de las especies arbóreas.
c) Granívoros: los coleópteros (Curculionidae y Bruchidae) son importantes antes de la diseminación. Después de la caída de las semillas, los principales predatores son las hormigas, y sobre todo *Pheidole spininodis*. La densidad y tamaño de estos hormigueros, caracterizados por una amplia

boca circular ampliamente reconocible, normalmente rodeada de envolturas de semillas vacías, se incrementa marcadamente hacia el oeste del Chaco, como respuesta a un aumento de producción de semillas originado en la mayor proporción de especies anuales (que resulta a su vez de la creciente aridez). Es probable que, tal como ocurre en el Monte biogeográfico (Mares y Rosenzweig 1978), las hormigas sean los principales predatores de semillas en el Chaco, predominando sobre roedores y aves. Asimismo, y tal como ocurre en el Monte, llama la atención la baja diversidad de la fauna de hormigas granívoras chaqueñas.

d) Carnívoros: sobre el suelo dominan las arañas (Lycosidae, Ctenidae y Theraphosidae), hormigas legionarias (géneros *Labidus* y *Neivamyrmex*) y en menor grado los escorpiones y escolopendras. En el follaje, los principales predatores son las arañas (Argiopidae, Salticidae, etc.), avispas (especialmente las especies sociales de los géneros *Polistes* y *Polybia*) y mántidos (Mantidae). La araña social *Eriophora bistriata* (Araneidae) es especialmente común, y constituye una especie característica chaqueña. Su enorme tela comunitaria puede cubrir más de cien metros cuadrados, y es fácil encontrar densidades de 1-2 colonias por ha (ver Bucher 1974, Fowler y Diehl 1978).

Descomponedores

Los insectos -y particularmente las hormigas- juegan un rol importante en el proceso de descomposición, que se analiza en detalle más adelante.

Merece destacarse un caso de asociación entre hormigas y plantas encontrado en el Chaco, cual es el de varias especies que viven dentro de las espinas del vinal (*Prosopis ruscifolia*) mencionado por Kusnezov (1963).

Algunas especies de escorpiones, arañas y escolopendras chaqueñas son venenosas para el hombre. Solamente las especies de "viuda negra" del género *Latrodectus* tiene importancia. En este género se incluyen varias especies crípticas que ocurren en el Chaco, las que están claramente aisladas ecológicamente (Ábalos y Baez 1967). Dos especies son dominantes: *Latrodectus antheratus* y *L. corallinus* (Ábalos 1978). La primera instala su tela en árboles y arbustos, siendo particularmente común en cactus y sobre todo sobre *Opuntia quimilo*, y nunca ubica su refugio a menos de un metro del piso. La segunda se instala siempre en el suelo o cerca de él, siendo las hormigas su principal alimento.

Las chinches o vinchucas (Triatominae, Reduviidae) son abundantes en el ámbito chaqueño, ocurriendo varias especies. No obstante, el principal (o único) vector de la enfermedad de Chagas en la región -que es de alta endemicidad- es *Triatoma infestans*, especie estrictamente domiciliaria que no ocurre como elemento permanente de la fauna silvestre (Ábalos 1974, Bucher 1974).

Los ácaros, y particularmente las garrapatas y polvorines (Ixodoidea) tienen gran importancia en el Chaco, favorecidos por el tipo de ganadería extensivo y primitivo predominante. Son bastante comunes en el Chaco occidental, donde en algunas áreas (como el oriente salteño, por ejemplo) alcanzan poblaciones muy altas. Es conocida su importancia como vectores de enfermedades.

En la región conviven especies de garrapatas introducidas con otras autóctonas. Las primeras se han difundido a partir de los animales domésticos entre los vertebrados silvestres, siendo *Boophilus microplus* una de las más comunes. Por otro lado, entre las segundas hay muchas que se han adaptado al ganado. Tal es el caso de *Amblyomma neumanni*, cuyos huéspedes naturales son las corzuelas, y que en la actualidad se la encuentra parasitando intensamente al caballo, bovino y cabras (Boero 1957).

Otros invertebrados que en ciertas áreas resultan comunes son los caracoles (ver Meyer y Weyrauch 1966). Entre ellos el más conspicuo es *Strophocheilus oblongus*, el que tiene una conchilla muy grande y sólida, de color blanco uniforme excepto el borde de la abertura que es rosado. Se alimenta de detritus, y durante el reposo e invernación se entierra parcialmente en el suelo. Otras especies frecuentes son *Bulimulus apodemetes* y *Drymaeus poecilus*, los que viven adheridos a los tallos de árboles y arbustos. En ambientes de Chaco serrano, bajo piedras, suele encontrarse una comunidad de caracoles formada por *Spixia* spp., *Epiphragmophora* sp. y *Plagiodontes daedaleus*.

ALGUNOS FACTORES Y PROCESOS RELEVANTES

Patrones de diversidad específica

Como se ha visto en la sección correspondiente, existe una tendencia de los factores ambientales más importantes (precipitación, estacionalidad, tipos de suelo) a mostrar un gradiente este-oeste bien marcado, los que tienen un efecto más marcado sobre la biota que el débil gradiente norte-sur de la temperatura.

De acuerdo con esto, se observa que las características estructurales de las comunidades vegetales siguen el mismo gradiente (Sarmiento 1972), y lo mismo parecería suceder con la diversidad específica, aunque los datos con que se cuenta son magros.

En lo que hace a la diversidad específica en grupos animales, existen pocos datos disponibles, los que parecen confirmar una tendencia similar.

En anfibios, Vellard (1948) encontró 26 especies en el Chaco oriental y 20 en el Chaco occidental (de las cuales l5 eran comunes) utilizando un criterio taxonómico uniforme. En el límite oeste del Chaco occidental árido (Chamical, La Rioja) se encuentran 8 especies (Cei 1955 *b*, Hulse 1978) mientras que en el Chaco serrano de Córdoba se hallan 10 especies (ver sección sobre anfibios).

En aves (Passerines), Rabinovich y Rappoport (1975) encontraron una tendencia similar, con alrededor de 150 especies en el este disminuyendo a 120 en el oeste, con una tendencia a volver a incrementarse sobre las montañas. Este patrón se correlaciona con el número de estratos de la vegetación. No obstante, debe recordarse que en este trabajo los datos utilizados no provienen de censos sino que se han obtenido en forma indirecta, por lo cual deberían ser confirmados por observaciones puntuales detalladas.

Principales factores limitantes y estrategias adaptativas

Factores limitantes

En lo que hace a las condiciones ambientales que afectan a la fauna, la región chaqueña no es absolutamente homogénea, ya que existen importantes diferencias regionales a lo largo de un gradiente que corre esencialmente de este a oeste. No obstante, y a pesar de importantes diferencias de grado, puede considerarse que los factores más críticos son comunes a toda la región, y a su vez son similares a los de otras sabanas tropicales secas del mundo (Huntley y Walker, en prensa).

Dichos factores son:

1. Concentración estival en el régimen de lluvias, que determina una estación seca de duración variable según la región. Esto resulta a su vez en un pulso definido de la producción primaria, y también en cambios marcados en la fisonomía de la vegetación, dado que durante la época seca desaparece la cobertura herbácea y hay pérdida del follaje por parte de las muchas especies leñosas deciduas o semideciduas (Sarmiento 1972). La estación seca también ocasiona la disminución o desaparición completa de fuentes de agua superficial (cursos de agua y lagunas temporarias).
2. Irregularidades en las precipitaciones, tanto temporal como espacial, la que se ve reflejada en la producción primaria, que acompaña estas variaciones.
3. La ocurrencia de temperaturas extremas, que oscilan entre máximas absolutas de 49° -la región chaqueña ha sido considerada por Prohaska (1959) como "el polo térmico de América del Sur"- y mínimas absolutas por debajo de —10° C. Particularmente limitantes por su persistencia son las altas temperaturas que ocurren durante gran parte del año. Dado que la cobertura vegetal no es por lo general completa, la insolación fácilmente alcanza el suelo, donde en un día de verano la temperatura puede superar los 65° (Bucher 1974).
4. La presencia de dos pulsos ambientales periódicos pero irregulares que afectan profundamente a la vegetación y tambien a la fauna: los incendios y las inundaciones, estas últimas restringidas en gran medida al Chaco oriental (Morello 1970).

Estrategias adaptativas

Los problemas adaptativos fundamentales de la fauna chaqueña, como las de regiones semiáridas en general, se vinculan fundamentalmente al mantenimiento de un balance térmico e hídrico frente a condiciones extremas, a la defensa frente a los incendios e inundaciones, y a la explotación de recursos que aparecen en forma estacional e irregular.

Balance térmico e hídrico

Cada especie responde a las exigencias del medio mediante una combinación de adaptaciones a nivel anatómico, fisiológico y etológico. No obstante, los

principales tipos de estrategias adaptativas pueden ser clasificados, siguiendo el criterio utilizado en plantas, de acuerdo con Noy-Meir (1974):

1. Efímeros: animales que evaden la época adversa pasándola en una forma biológica inactiva y resistente, que puede incluir formas reproductivas o no, que se mantienen en forma latente. Entre las primeras se incluyen muchos insectos, y entre las segundas pueden mencionarse los anfibios, muchos reptiles, caracoles, etc.
2. Persistentes: especies que afrontan la época adversa en forma activa. En este grupo se encuentran muchos vertebrados. En ellas son frecuentes, además de un gran número de adaptaciones anatómicas y fisiológicas ampliamente discutidas en la literatura, dos de tipo etológico muy generalizadas en la fauna chaqueña:
   a) hábitos cavícolas: las cuevas constituyen un microhabitat que ofrece excelente protección contra las altas temperaturas y la desecación, y los suelos sueltos del Chaco no ofrecen ningún impedimento a la excavación. Los hábitos cavícolas están muy difundidos en la fauna chaqueña, incluyendo un gran número de vertebrados medianos y pequeños, tales como los armadillos, vizcachas, zorros, tuco-tucos y cuises, así como serpientes y anfibios. Entre los invertebrados se destacan las hormigas, que llevan a cabo excavaciones voluminosas y a veces muy profundas (ver más adelante). Como ejemplo, cabe consignar que un hormiguero de *Pheidole oxyops*, excavado en el Chaco occidental alcanzó la profundidad de 6,60 m (Bucher 1974).
   b) ritmo diario de actividad: existe una gran predominancia de actividad nocturna dentro de los animales chaqueños, evadiendo los períodos de alta insolación. En algunos casos se da una inversión de los patrones de actividad según las estaciones, pasando de nocturna en verano a diurna en el invierno. Tal es el caso de la hormiga *Atta vollenweideri* (Bucher 1974) y, posiblemente, de algunas serpientes (Ábalos y Bucher 1970).

Fuego e inundaciones

Las adaptaciones de la fauna chaqueña frente a estos dos factores no han sido estudiadas en detalle. Un ejemplo evidente lo constituyen los túmulos de tierra construídos por las hormigas tacurúes (*Camponotus punctulatus*) que habitan áreas periódicamente inundadas (fig. 18).

Explotación de recursos

La estacionalidad e irregularidad en la productividad primaria favorecen las siguientes adaptaciones:

1. Nomadismo y migraciones: mediante considerables desplazamientos, muchas especies de sabana son capaces de explotar los excesos de alimentos producidos durante la época lluviosa y que saturan la capacidad de utilización de las especies residentes locales cuyas poblaciones están controladas por las condiciones de escasez de los períodos de sequía. Esta estrategia es bien conocida en aves y grandes mamíferos del África, pero no se conoce mucho al respecto en el Chaco. Un buen ejemplo de esa región lo

constituye la paloma torcaza (*Zenaida auriculata*), la que es capaz de realizar importantes desplazamientos según la producción local de semillas. Aparentemente, sus hábitos gregarios favorecen la detección de áreas irregularmente dispersas donde se registra alta producción (Bucher y Nores 1976). Tal "preadaptación" le ha permitido transformarse en una plaga seria de los cultivos, dada su capacidad de explotar parches esporádicos de alta productividad, que en esta nueva situación están constituídos por parcelas cultivadas.

Otro ejemplo de esta estrategia lo constituye la langosta migratoria o voladora (*Schistocerca americana*), hoy bajo control, capaz de realizar grandes desplazamientos masivos cuando las condiciones favorecen el pasaje a la fase gregaria.

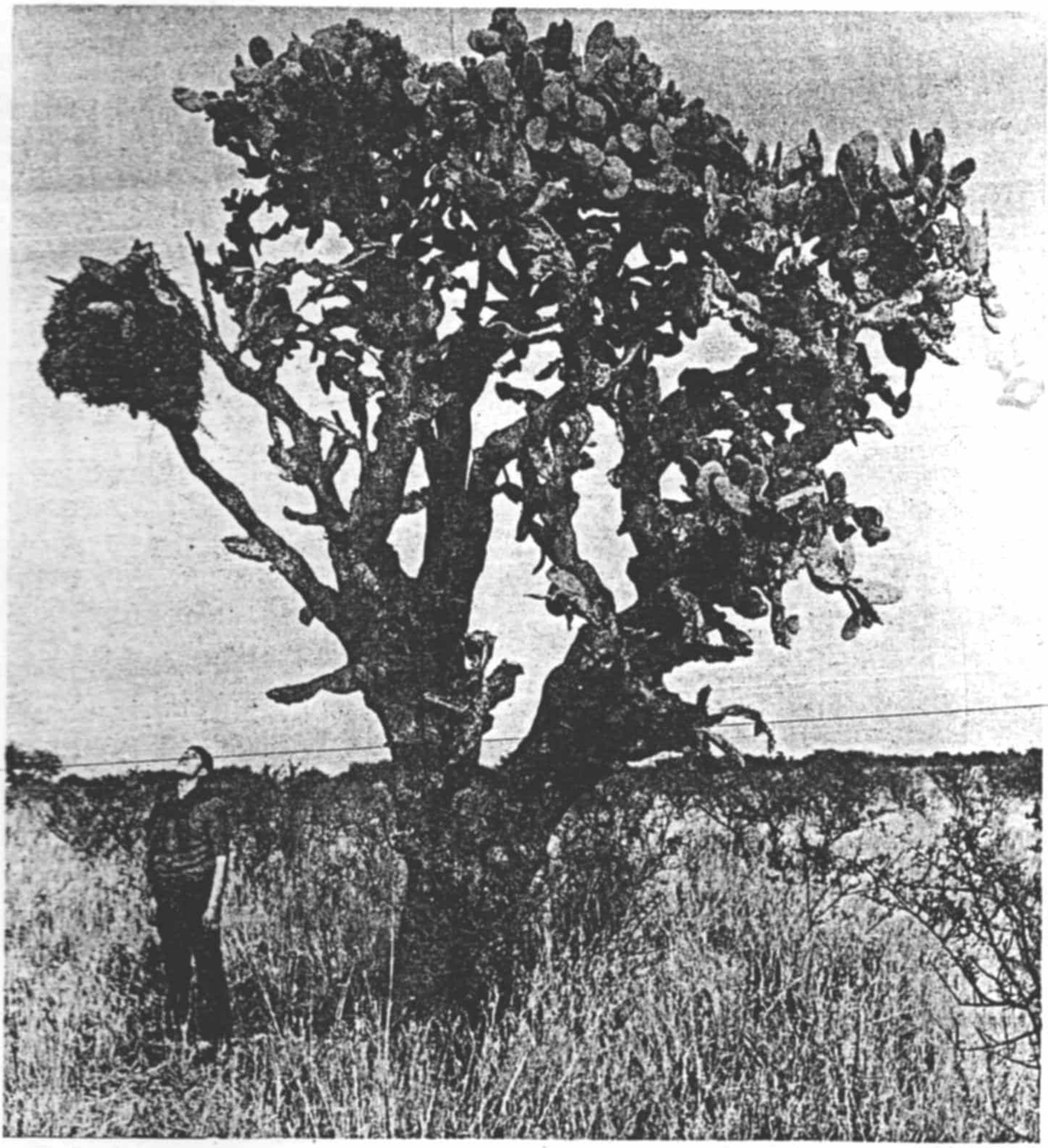

Fig. 12. Quimilo (*Opuntia quimilo*), cactácea muy difundida en el Chaco. Sus frutos y filoclados son consumidos por la fauna, particularmente la cotorra (*Myiopsitta monachus*), cuyo voluminoso nido comunal aparece a la derecha.

2. Reproducción oportunista: los picos irregulares de producción favorecen los hábitos de cría oportunista, es decir aquéllos que desencadenan la reproducción en cualquier época del año como respuesta a la aparición de condiciones favorables (disponibilidad de recursos). Se trata de una característica muy difundida entre los anfibios chaqueños (ver sección sobre anfibios), y también entre aves acuáticas asociadas a ambientes temporarios (Olrog 1965). La paloma torcaza es una típica criadora oportunista, siendo capaz de nidificar a lo largo de todo el año en cuanto haya suficiente disponibilidad de semillas (Bucher y Orueta 1977).
3. Consumo de plantas suculentas: en el Chaco, las cactáceas son consumidas en forma intensa por los animales silvestres (así como el ganado vacuno) como fuente alternativa de agua. Según mis observaciones, los filoclados del quimilo (*Opuntia quimilo*) son comidos por tortugas (*Geochelone* spp.), charatas (*Ortalis canicolis*) y cotorras (*Myiopsitta monachus*)(figs. 12 y 13) También he visto a la cotorra y al calancante (*Aratinga acuticaudata*) alimentarse del tallo excavado del cardón (*Cereus coryne*).

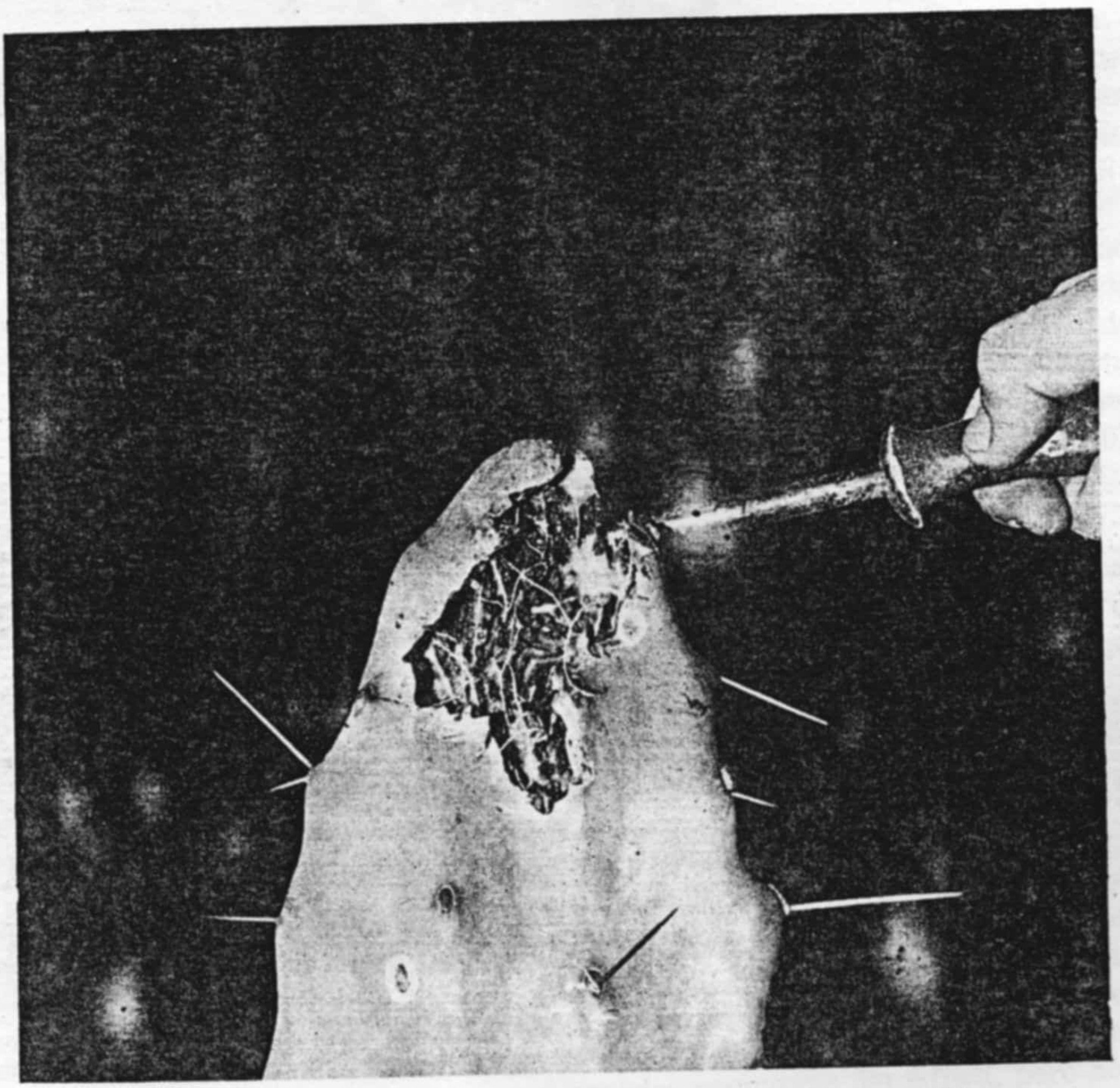

Fig. 13. Filoclado de quimilo comido por charatas (*Ortalis canicollis*).

INFLUENCIA DE LA FAUNA SOBRE EL ECOSISTEMA

Procesos de descomposición y reducción

En ambientes semiáridos como el chaqueño, la producción primaria no utilizada por los herbívoros puede seguir tres caminos: ser consumida cuando muerta (reducción), descompuesta por microorganismos hasta su mineralización (descomposición) o consumida por el fuego.

La actividad microbiana se ve severamente limitada en este tipo de ambiente, debido a la existencia de períodos en los que los suelos carecen de la suficiente humedad, a causa de la falta de lluvias y las altas temperaturas que suelen alcanzar las capas superficiales del suelo: esto último debido a que la cobertura vegetal discontinua permite un considerable grado de insolación.

Como consecuencia de esta limitación en los procesos de descomposición, queda una importante cantidad de energía disponible para la fauna detritófaga, necrófaga y coprófaga (reducidora), ya que los animales multicelulares son más eficientes para defenderse contra la desecación.

Este nicho vacante es entonces ocupado por varias especies de animales (con predominio de los artrópodos, bien adaptados a ambientes secos), los que se convierten en origen de cadenas tróficas importantes. Tal eficacia en la "recuperación" de energía que de otra forma hubiera sido disipada por los descomponedores permite a los ecosistemas áridos mantener una biomasa animal alta en relación con su productividad primaria, comparada con ecosistemas tropicales menos limitados por el agua, tal como la selva lluviosa, por ejemplo.

Todas estas condiciones se dan en la región chaqueña, donde el rol de los reducidores es ocupado por una fauna variada, en la que se destacan los artrópodos y en particular las hormigas (Bucher 1974).

Los principales grupos que se encargan de la reducción de los distintos sustratos son los siguientes:

Hojarasca: No hay estudios sobre los procesos de reducción y descomposición de mantillo. Algunas especies de hormigas recogen hojas caídas para criar sus cultivos de hongos, sobre todo *Cyphomyrmex* spp., *Trachymyrmex* spp. y *Acromyrmex striatus*. Esta última esta especializada en explotar este material (fig. 21) y su abundancia se incrementa hacia las partes más áridas del Chaco, donde la descomposición del mantillo es más lenta. En esas áreas, la densidad y tamaño de sus nidos es considerable.

El ganado doméstico (vacuno y caprino) se alimenta de hojarasca durante la estación seca (Morello y Saravia Toledo 1959 *b*), pero nada se conoce al respecto sobre la conducta de los mamíferos autóctonos.

Madera: Se trata de uno de los materiales más difíciles y lentos de ser degradados en ambientes secos y cálidos donde predominan maderas duras y tánicas. El proceso de reducción es originado normalmente por coleópteros minadores, pájaros carpinteros y hormigas carpinteras (*Camponotus* spp.). Ellos facilitan la penetración posterior por termites (los principales reducidores) y algunos coleópteros (Bucher 1974).

Carne: Los cadáveres de vertebrados son comidos por mamíferos tales como zorros, armadillos y otros omnívoros medianos (ver Apéndice I); aves como jotes (Catártidos), carancho (*Polyborus plancus*), chimangos (*Polyborus chimango*) e insectos. Entre estos últimos son particularmente importantes los dípteros (Sarcophagidae, Calliphoridae), las hormigas (sobre todo *Solenopsis saevissima* y *Pheidole* sp.) y coleópteros (Scarabeidae, Dermestidae). Los invertebrados muertos son consumidos casi en su totalidad por varias especies de hormigas (Bucher 1974).

Estiércol: Los excrementos del ganado son reducidos en una primera etapa por coleópteros Scarabeidae, particularmente Coprinae y Aphodiinae. A medida que el material se seca, los termites (especialmente *Amitermes* sp.) toman más importancia hasta dominar totalmente en las últimas etapas de degradación (Bucher 1974).

Los excrementos de insectos (particularmente de orugas defoliadoras, que puedan ser muy abundantes) son recogidos por hormigas Attini de los géneros *Cyphomyrmex* y *Trachymyrmex*.

Acción edáfica

Como ya ha sido visto anteriormente, los hábitos cavícolas constituyen una adaptación muy difundida entre los animales chaqueños, facilitada por los suelos profundos y sueltos predominantes.

Esta actividad acarrea los siguientes efectos sobre los suelos: cambios en el microrrelieve, activación de los procesos de erosión, alteración en los perfiles edáficos y el traslado e inmobilización de nutrientes.

Los principales grupos zoológicos involucrados son las hormigas, termites y mamíferos.

Entre las hormigas, la hormiga cortadora *Atta vollenweideri*, especie ampliamente distribuída por el Chaco, y en menor medida *Atta saltensis*, restringida a su parte más occidental, son las especies más significativas. Los túmulos chatos que caracterizan sus hormigueros, de unos 5-8 m de diámetro por unos 0,4 m de altura constituyen un elemento típico del paisaje chaqueño (figs. 14 y 15). En el Chaco occidental, Bucher y Zuccardi (1967) encontraron una densidad de 2,9 nidos por ha, de los cuales 0,85 estaban activos, estimando en alrededor de 1.100 kg la cantidad de suelo que era removido anualmente por hectárea. En el Chaco central (llano de agricultura marginal) se han encontrado densidades todavía mayores (Morello y Adamoli 1974).

La actividad de estas hormigas produce alteraciones en los suelos debidas fundamentalmente al transporte a la superfice de material rico en calcio proveniente de horizontes profundos (fig. 16). Como resultado, se aprecia un cambio de color del hormiguero que contrasta con la tonalidad más oscura del suelo circundante (figs. 14 y 15), un aumento del pH, disminución del tenor de materia orgánica e incremento del contenido de calcáreo en superficie (Bucher y Zuccardi 1967).

Por otro lado, una importante cantidad de materia orgánica es acumulada en las cámaras subterráneas, primero como cultivo de hongos y después como

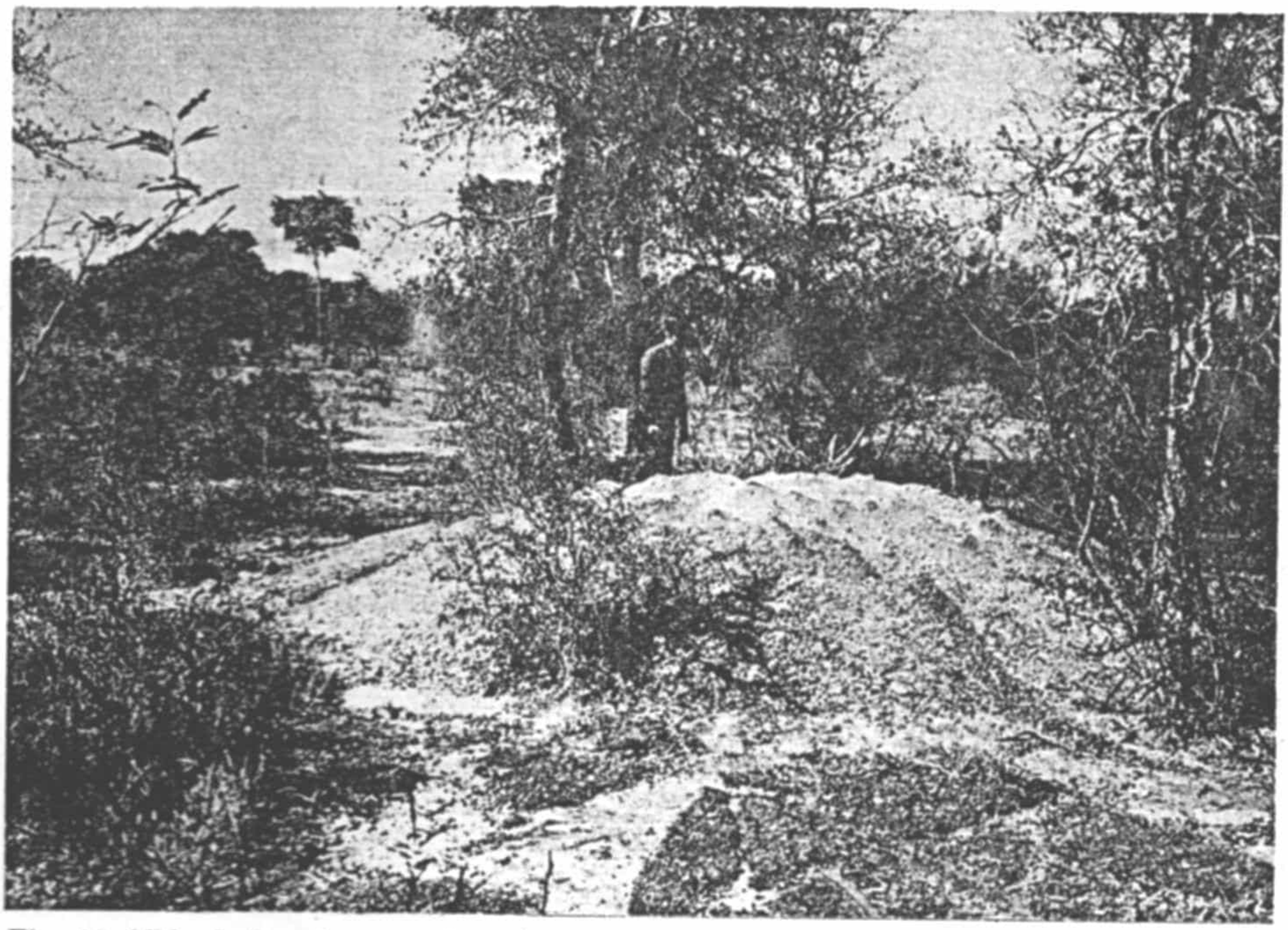

Fig. 14. Nido de hormiga cortadora *Atta vollenweideri*. La coloración más clara del túmulo es debida al material proveniente de horizontes profundos.

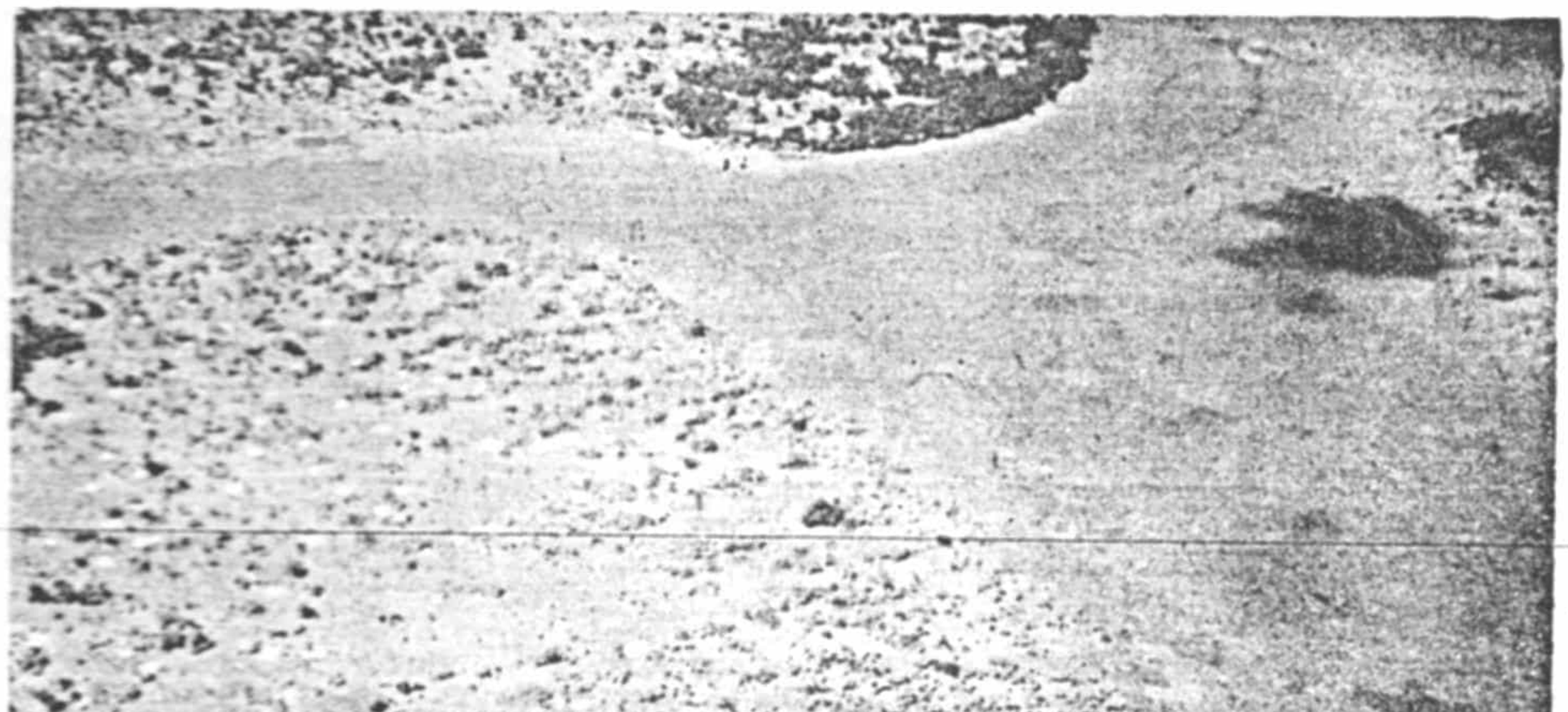

Fig. 15. Puede apreciarse la alta densidad de nidos de la hormiga *Atta vollenweideri* (visibles como manchas blancas) en áreas de sabanas inundables con palmeras. Cercanías de la ciudad de Formosa.

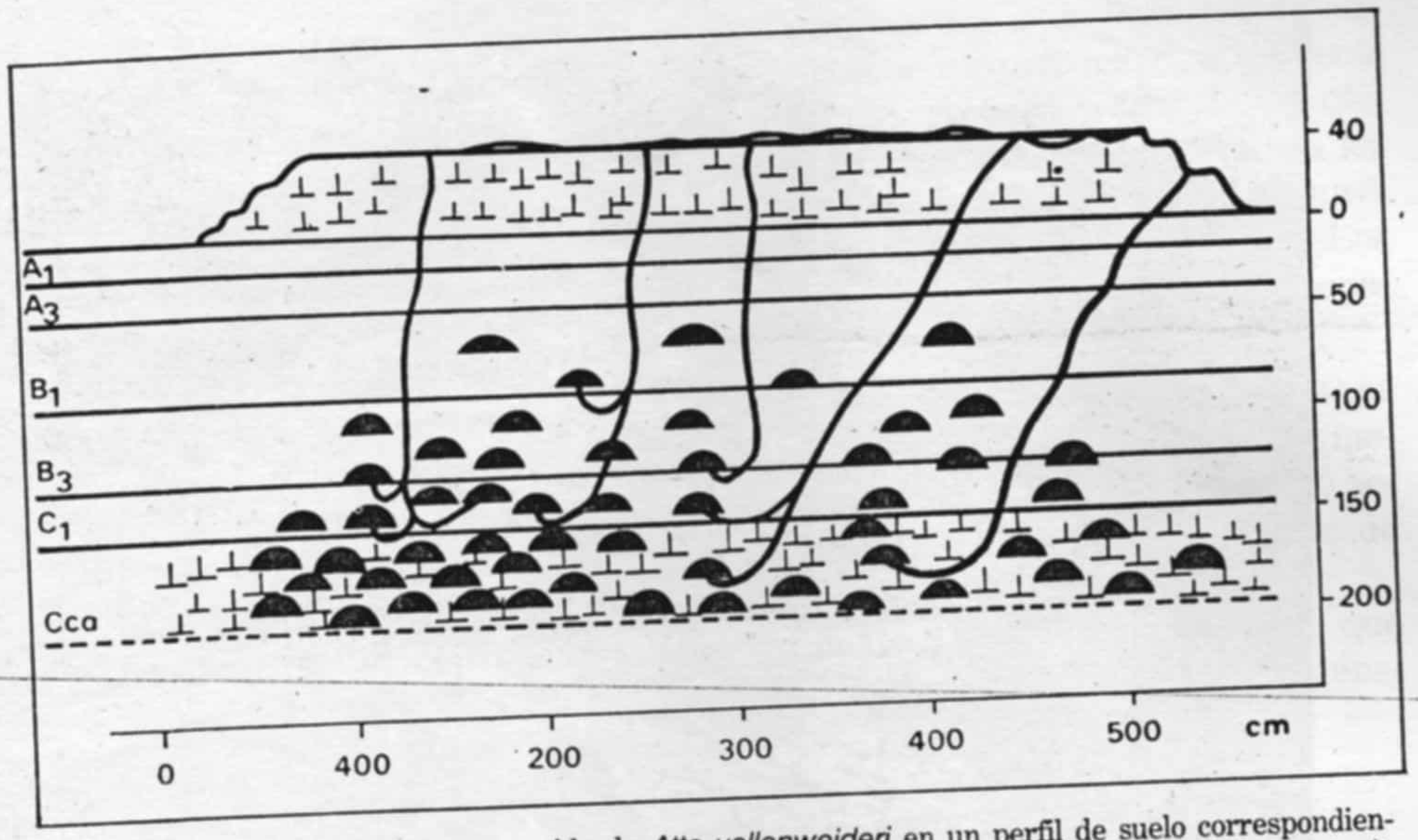

Fig. 16. Corte transversal por un nido de *Atta vollenweideri* en un perfil de suelo correspondiente al oriente de Tucumán. Las letras de la izquierda indican los distintos horizontes. C_{ca}, horizonte C con calcáreo, material que es elevado a la superficio causando importantes alteraciones edáficas. (De Bucher y Zuccardi 1967).

residuos. Dado que en los nidos abandonados el contenido de dichas cámaras se encuentra totalmente mineralizado, parecería que éste no afectaría las caracteristicas físicas del suelo, no obstante lo cual todo el material depositado representaría una forma importante de acumulación (e inmovilización temporaria) de nutrientes. La profundidad a la que se encuentran las cámaras de residuos, que usualmente superan el metro, haría que esta acumulación de nutrientes quedara fuera del alcance de las gramíneas, no así de las raíces más profundas de árboles y arbustos (ver Haines 1978).

Cuando las tierras ocupadas por hormigueros son dedicadas a uso agrícola, cada túmulo origina un círculo de esterilidad bien definido donde los cultivos no se desarrollan normalmente, apareciendo una clorosis en las plantas cuya intensidad decrece del centro a la periferia. Esto es debido a un bajo contenido de materia orgánica que causa deficiencias en nitrógeno y una elevada alcalinidad que provoca inmovilización de nutrientes, particularmente hierro y fósforo.

En ciertas sabanas del Chaco oriental y central, la vegetación leñosa sólo se desarrolla a partir de los hormigueros chatos abandonados de *Atta vollenweideri*, permitiendo así la invasión del pastizal por árboles y arbustos (Morello y Adamoli 1974) (fig. 17). El mismo efecto ha sido encontrado por Jonkman (1978) en el Paraguay, y también por Troll (1956) para *Atta* en Bolivia y termites en Africa. Este autor denominó a la vegetación de parque resultante "termiten savannen". Este proceso debe vincularse a las condiciones particulares del microrrelieve (especialmente en sabanas inundables), a características físicas del material edáfico del túmulo y tal vez a la acumulación de nutrientes provenientes de las cámaras subterráneas de residuos.

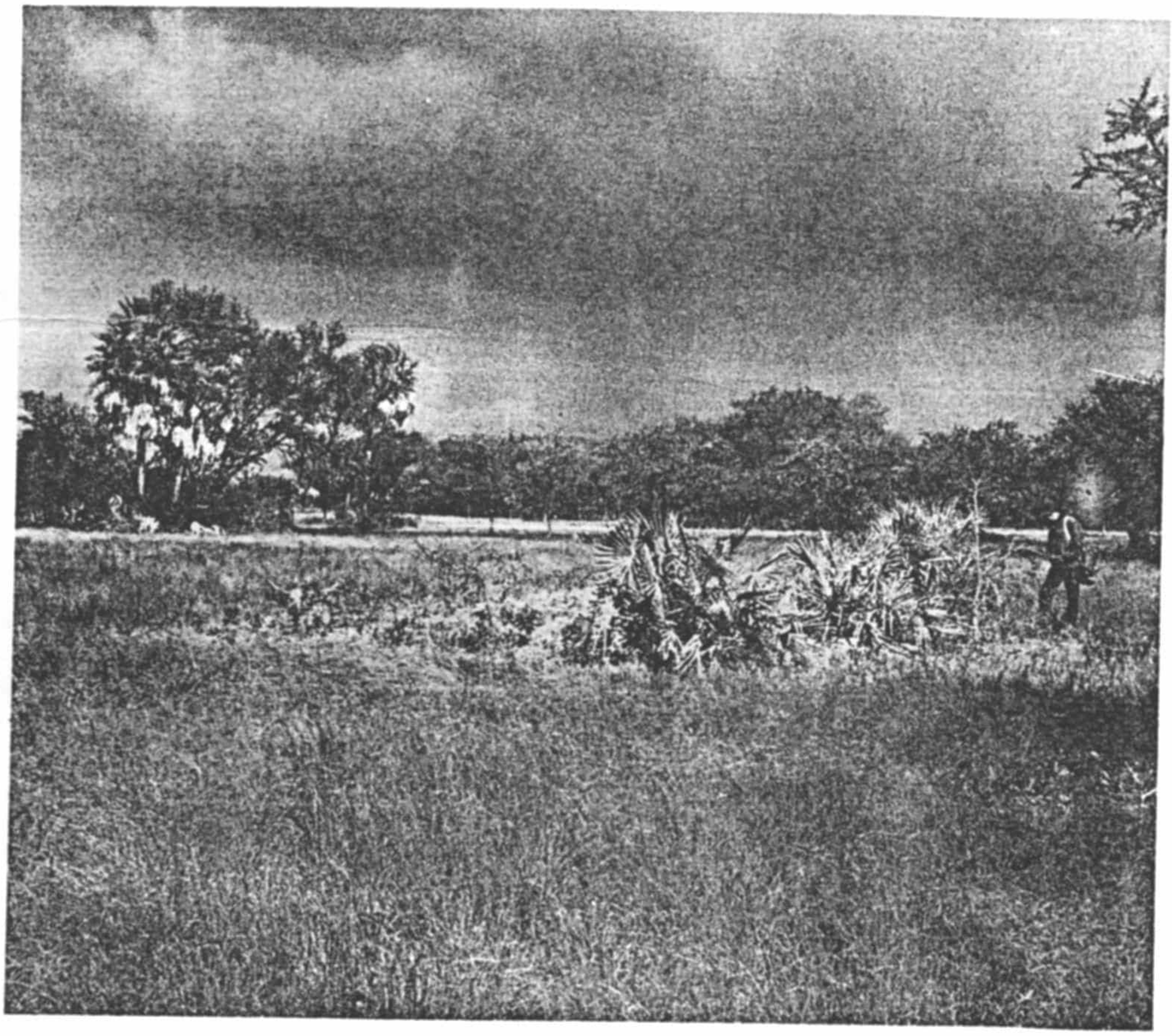

Fig. 17. Vegetación de sabana donde la vegetación leñosa se instala sobre los hormigueros de *Atta vollenweideri*. En primer plano, etapa inicial del proceso, con ejemplares jóvenes de la palmera caranday. Al fondo y a la izquierda, etapa más avanzada con palmeras bien desarrolladas y otros elementos arbóreos. Chaco oriental, cercanías de la ciudad de Formosa.

Los nidos cónicos de la hormiga *Camponotus punctulatus* ("tacurúes"), de aproximadamente 1 m de altura, son característicos de áreas periódicamente inundadas del Chaco oriental y central (Morello y Adamoli 1974) (fig. 18). La densidad de los tacurúes puede variar entre 100 y 2.500 por hectárea, siendo un valor frecuente el de 1.000 (Bonetto *et al.* 1961), y tiende a aumentar con el grado de pastoreo de los pastizales. Los túmulos afectan los suelos sobre todo a causa de la alteración física de los perfiles, debido al traslado de material fino desde horizontes profundos a la superficie, y también por cambios en la distribución de la materia orgánica y por la creación de un microrrelieve debido a la presencia de una considerable densidad de nidos (Bonetto *et al.*1961). En algunos casos los túmulos abandonados favorecen la instalación de ciertas especies leñosas (Morello y Adamoli 1974).

Fig. 18. Nido de la hormiga *Camponotus punctulatus* (tacurú) en pastizales inundables del Chaco occidental.

Los "tacurúes" de termintes (fig. 19), similares en tamaño y forma a los de *Camponotus punctulatus*, pero mucho más duros y difíciles de destruir, son menos frecuentes y aparecen solamente en el Chaco oriental, no estando restrictos solamente a áreas inundables. Estos termiteros son típicos de las áreas tropicales húmedas en toda Sud América.

Varias especies de mamíferos están vinculadas a la modificación de los suelos chaqueños a través de sus hábitos cavadores. Entre ellos se destacan los armadillos (Dasypodidae), tuco-tucos (Ctenomyidae) y la vizcacha (*Lagostomus maximus*), además de cuises (Caviidae).

Fig. 19. Pastizales con termiteros duros en la provincia de Formosa. A la izquierda puede apreciarse el desarrollo de arbolitos al pie de los nidos.

La actividad de los mamíferos es considerable, pero faltan estudios detallados al respecto. Llanos y Crespo (1952) indican que en la provincia de Catamarca (borde occidental del Chaco) se encontró una densidad de 9,8 cuevas de vizcacha por ha en una muestra de 162 ha. Contreras (1973) ha realizado una síntesis muy completa sobre lo que se conoce respecto a la influencia edáfica de los tuco-tucos.

Los mamíferos suelen favorecer los procesos erosivos dentro del Chaco, ya que frecuentemente dejan áreas denudadas más o menos considerables alrededor de sus cuevas. Esto es particularmente visible en el caso de la vizcacha (fig. 20).

En síntesis, no hay dudas de que el efecto global de la fauna sobre los suelos chaqueños es muy considerable, y debe ser tenida muy en cuenta al analizar la dinámica de los mismos en la región.

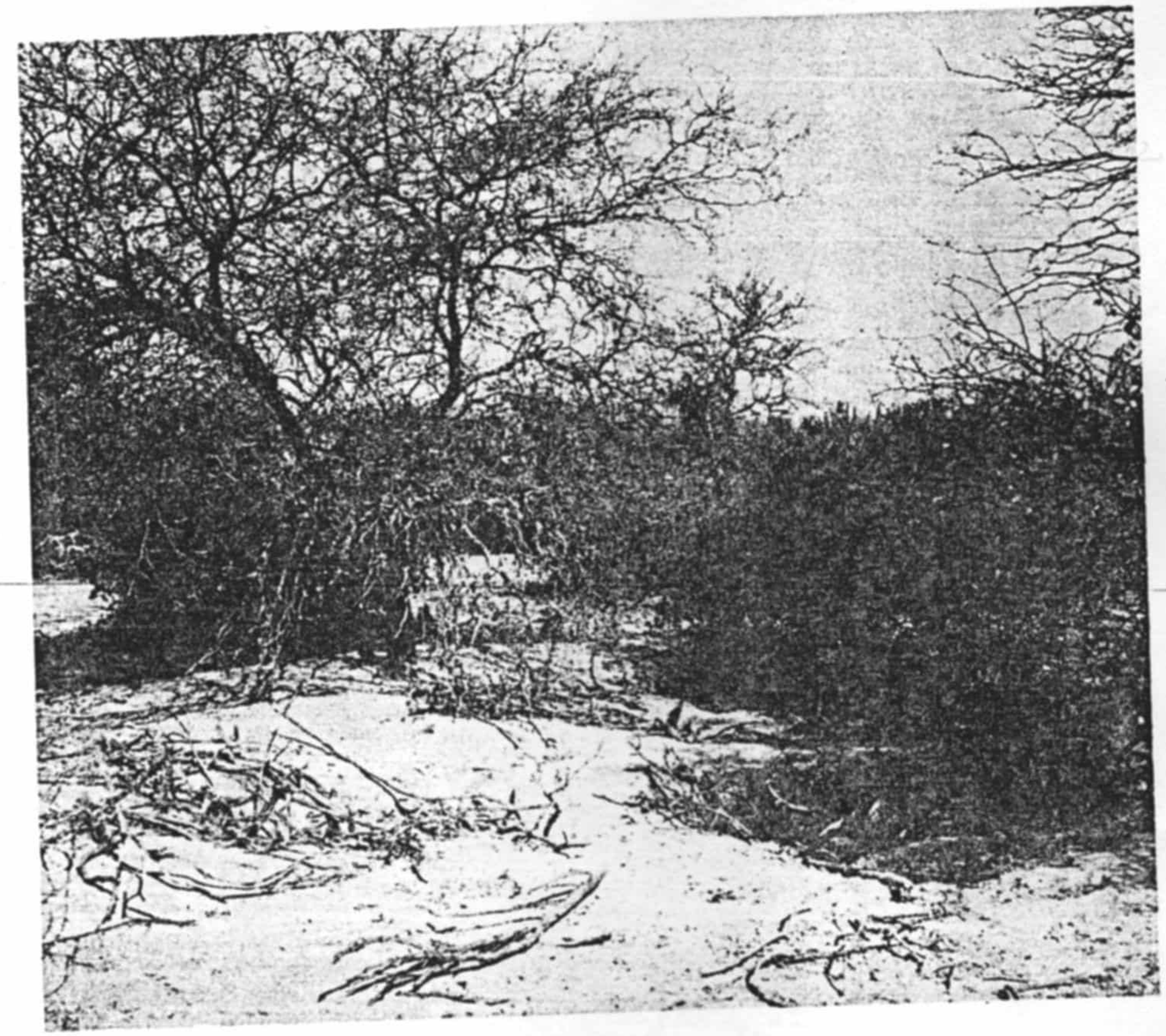

Fig. 20. Área denudada ocupada por una colonia de vizcachas (*Lagostomus maximus*) donde puede apreciarse las acumulaciones de ramas que estos animales acarrean hasta la entrada de las cuevas. Chaco occidental, Salinas Grandes.

Patrones de herbivoría

La pobreza de grandes vertebrados herbívoros en la fauna neotropical ha sido motivo de curiosidad para muchos investigadores. Esta pobreza se hace muy evidente si comparamos, por ejemplo, la baja diversidad de este componente en el Chaco con la riqueza de las sabanas africanas.

Pero además, hay que tener presente que la lista de mamíferos neotropicales actual es mucho más reducida de lo que ha sido en el pasado. A lo largo del Terciario el continente tuvo una fauna muy diversificada de ungulados y grandes no-ungulados endémicos, y a comienzos del Pleistoceno había una fauna tan rica en las grandes categorías de animales como lo es la del Africa actual (Keast 1972, Webb 1978).

En épocas contemporáneas, y al momento de la llegada de los primeros europeos al Gran Chaco, los principales herbívoros de la región (excluyendo las áreas de tipo "Pantanal") eran los siguientes:

Vertebrados

Corzuelas (*Mazama* spp)
Ciervo de las pampas (*Ozotocerus bezoarticus*) en algunas áreas.
Guanaco (*Lama guanicoe*)
Avestruz (*Rhea americana*)
Mamíferos pequeños y medianos (mara, conejo de los palos, cuises, etc.)

Invertebrados

Hormigas cortadoras
Acrididos (particularmente tucuras y la langosta voladora, *Schistocerca americana*)
Otros insectos (ver sección sobre invertebrados).

En el presente, la langosta voladora ha sido controlada, pero es indudable que debió tener considerable importancia en los ambientes chaqueños primitivos explotando, gracias a sus hábitos migratorios, picos de producción que se producían en forma irregular de acuerdo con condiciones climatológicas particulares.

En cuanto a los ungulados, el ciervo de las pampas y el guanaco han desaparecido, quedando este último en el recuerdo de algunos topónimos tales como "Pampa de los guanacos". Precisamente , el hecho de que un elemento típicamente andino-patagónico como el guanaco haya ingresado tan profundamente en un ambiente de sabana subtropical pareciera indicar la falta de competencia por parte de una fauna no saturada.

Uno de los aspectos más sobresalientes de la ecología chaqueña actual es sin duda la importancia que tienen las hormigas cortadoras como consumidores primarios. Puede decirse que las mismas, por su densidad y actividad, ocupan el rol de los grandes mamíferos de las sabanas africanas (fig. 15). Es posible especular que el desarrollo que ha tenido este grupo haya sido favorecido por la presencia de nichos vacantes a causa de la extinción masiva de mamíferos durante el Pleistoceno.

Las hormigas cortadoras son extremadamente abundantes y ecológicamente diversificadas en el Chaco tanto como en toda Sud América (Weber 1973). Aunque el flujo de energía a través de sus poblaciones no ha sido medido en el área chaqueña, se estima que debe ser importante (Bucher 1974). Como datos comparativos, merece comentarse que Autuori (1956) estimó que en el Brasil, 10-18 nidos por hectárea pueden consumir cerca de 52 kg de gramíneas por día. En varios estudios sobre distintas especies de *Atta* en ambientes tropicales (citados por Lugo *et al.* 1973) se encontró que la cantidad de material seco que entraba al nido osciló entre 290 y 10,9 g por hora y por nido, con un promedio de 62,5 g. Este último valor representa 1,5 kg por día, lo que significaría un consumo de 1,35 kg ha/día en áreas como el este de Tucumán donde la densidad de nidos activos alcanza a 0,9 por ha (Bucher y Zuccardi 1967).

Dicha cifra puede comparase con el forraje aprovechado por el ganado vacuno. Si se considera que una unidad ganadera (una vaca de 350 kg con su cría) consume un promedio de 10 kg de materia seca por día, y que la carga soportada por los pastizales naturales del Chaco seco varía entre una unidad cada 3 ha a una cada 20 ha, se tiene que el consumo oscilaría entre 3,3 a 0,5 kg ha/día, según las regiones y condiciones del pastizal. Aunque el tipo de vegetales consumidos no es idéntico, ya que las hormigas explotan también la vegetación arbórea y arbustiva, se trata de órdenes de magnitud similares, por lo que la idea de que en ciertas regiones del Chaco las hormigas constituyen el principal competidor del ganado (Bucher 1974, Morello 1970) parece estar justificada.

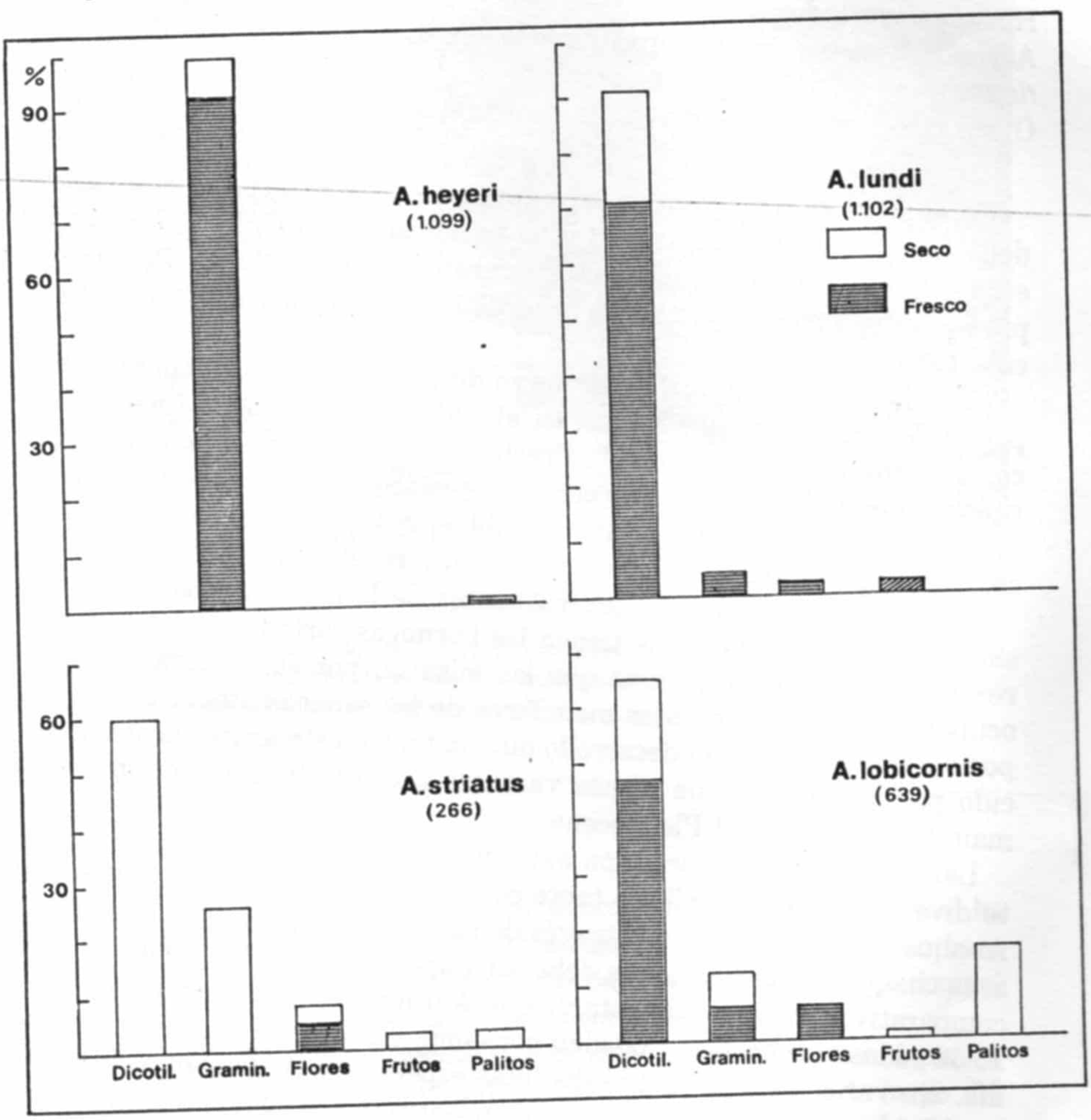

Fig. 21. Material acarreado a los nidos (en porcentajes del total indicado entre paréntesis) por cuatro hormigas cortadoras del género *Acromyrmex* que ocurren juntas en el Chaco serrano de Córdoba. *Acromyrmex heyeri* es especialista en gramíneas; *A. striatus* recoge esencialmente material seco del suelo. *A. lundi* y *A. lobicornis* explotan especialmente dicotiledóneas, pero se encuentran aisladas por el tipo de microambiente que prefieren (datos de Bucher y Montenegro 1974).

Como **herbívoros,** las hormigas cortadoras tienen la ventaja de poder regular el consumo a través de la biomasa de la colonia (vía el control de la postura por la reina), lo que constituye un mecanismo relativamente rápido de respuesta a cambios en la disponibilidad de recursos, particularmente durante la estación seca.

En el Chaco, la especie más importante es *Atta vollenweideri*, la que habita principalmente lugares abiertos. En el oeste es reemplazada por *A. saltensis*. Como se ha mencionado antes (ver sección sobre acción edáfica) las densidades que alcanzan sus nidos pueden ser muy altas en algunas áreas (fig. 15). La abundancia de ambas especies parece estar relacionada inversamente con el estado de madurez sucesional de la vegetación, y la densidad de nidos es mucho más alta en pastizales y sobre todo en áreas degradadas y con pobre cobertura herbácea que en los bosques maduros. También están asociadas a suelos pesados de drenaje dificultoso.

En ambientes boscosos, dominan las especies de *Acromyrmex*, las que explotan principalmente dicotiledóneas, aunque las especies que ocurren juntas muestran una clara aislación en cuanto al tipo de recursos que utilizan (Bucher y Montenegro 1974) (fig. 21). Por otro lado algunas especies del género se especializan en gramíneas, como *Acromyrmex heyeri* y *A. landolti fracticornis*. Esta última, muy frecuente en el Chaco, constituye un problema para la ganadería en el Paraguay (Fowler y Robinson 1975).

Entre los roedores medianos y pequeños tienen importancia en el Chaco actual la vizcacha (*Lagostomus maximus*), el conejo de los palos (*Pediolagus salinicola*), el mara o liebre patagónica (*Dolichotus patagonus*) y los cuises (*Microcavia* sp.).

La vizcacha y el conejo de los palos tienden a incrementar sus poblaciones en el Chaco occidental (Saravia Toledo 1978). El aumento de ambos suele estar ligado al sobrepastoreo y otras modificaciones introducidas por el hombre (ver sección sobre influencia humana). La vizcacha puede alcanzar en ciertas circunstancias altas densidades, y su capacidad de consumo ha sido estimada en alrededor de 2.500 g de material fresco por día (Llanos y Crespo 1952).

El conejo de los palos ha aumentado marcadamente sus poblaciones en el Chaco seco (es muy abundante en los llanos de La Rioja y el oriente salteño, por ejemplo). Dos factores del habitat parecen favorecer su incremento: la vegetación herbácea pobre y baja sin una cobertura contínua de gramíneas, resultante del sobrepastoreo, la que permite buena visibilidad y no entorpece sus movimientos; y la presencia de oquedades en troncos viejos y enfermos (comunes en bosques sobremaduros donde no hay renovación) que le ofrecen abundante refugio a esta especie que no hace cuevas. En áreas donde es abundante, tal como el Chaco salteño, el conejo de los palos constituye un factor negativo para la renovación del bosque natural, por cuanto destruye las plántulas de muchas especies de valor forestal, incluyendo el quebracho colorado (C. Saravia Toledo, comunicación personal).

El mara, animal esencialmente patagónico, alcanza el borde occidental del Chaco y en esas áreas (llanos de La Rioja, por ejemplo) puede ser relativamente común.

Es posible que la particular combinación de herbívoros que presenta la fauna del Chaco, caracterizada por la escasez de grandes mamíferos y la preponderancia alcanzada por las hormigas cortadoras, haya jugado un papel selectivo importante moldeando los mecanismos de defensa antiherbívoro de la vegetación autóctona.

En este sentido, la fragilidad de los pastizales frente a la introducción del ganado doméstico parecería indicar una falta de adaptación por parte de las gramíneas a este tipo de pastoreo. No obstante, debe tenerse en cuenta por un lado, que la invasión de los pastizales por leñosas como respuesta al sobrepastoreo es un fenómeno generalizado en las regiones semiáridas del mundo; y por otro, que el período durante el cual la fauna ha estado depauperada al nivel actual no iría más allá de tiempos pleistocénicos. De todas formas, se trata de un interrogante que merece investigaciones más detalladas.

El impacto de la actividad humana

A partir de la entrada del europeo en el Chaco se han producido, debido a su influencia, profundas modificaciones en los ecosistemas naturales, las que obviamente afectaron a su componente faunístico. Este impacto, referido fundamentalmente a los vertebrados, puede desglosarse de la siguiente manera:

Directo

1. *Caza de subsistencia*. La misma no sólo ha sido practicada por el indígena sino que todavía en el presente significa una fuente alternativa importante para pobladores alejados de los centros urbanos.
2. *Caza deportiva* (legal o furtiva). Afecta a mamíferos y aves, entre los que se destacan corzuelas, pecaríes, la vizcacha, el avestruz, perdices, charatas (en especial *Ortalis canicollis*), etc.
3. *Caza comercial* (legal o furtiva). Incluye la obtención de animales pilíferos (zorro, zorrino, vizcacha, iguana, etc.); para la preparación de alimentos (vizcachas, perdices); como animales experimentales para investigación médica (monos, armadillos); para la preparación de productos farmacológicos (serpientes para la obtención de sueros antiofídicos, la tortuga *Geochelone chilensis* de la que se extrae grasa); como animales de adorno, incluyendo gran número de aves, tortugas, etc.; y para zoológicos y museos, casos en los que se procura una amplia gama de especies, y particularmente aquellas raras (tatú carreta, por ejemplo).
4. *Control de plagas*. Comprende el control de predatores y competidores del ganado (jaguar, puma, zorro, vizcacha) y de especies que afectan los cultivos, sobre todo aves (ver más adelante).

Indirecto

5. *Modificación del habitat*. Sus aspectos más sobresalientes incluyen:
   - La alteración de la vegetación primitiva, consistente esencialmente en la desaparición de los pastizales, la expansión de la vegetación leñosa y

la transformación del bosque alto en un matorral arbustivo denso (ver Morello y Saravia Toledo 1959 *a* y *b* para una descripción detallada de este proceso).
- El desecado de algunas áreas inundables en el Chaco oriental y austral, y la provisión de fuentes de agua permanentes o semipermanentes en el Chaco seco (canales de riego, represas, etc.).
- El arado de tierras para dedicarlas a cultivos (fig. 5).
- La introducción de alambrados, que dificultan el movimiento de animales mayores.

6. *Introducción de animales alóctonos.* Los herbívoros domésticos constituyen un competidor muy importante para las especies autóctonas, a lo que se agrega el efecto indirecto que aquellos puedan tener sobre la vegetación natural. Si bien la fauna silvestre introducida no es importante, merece citarse la liebre europea (*Lepus europaeus*) como un elemento que puede alcanzar importancia en ciertas áreas, especialmente del Chaco austral y oriental. No se conoce con precisión al impacto que las enfermedades del ganado doméstico introducido pudieran haber tenido sobre la fauna local.
7. *Contaminación.* No obstante pareciera que éste no constituye un problema importante en el Chaco, es posible que en áreas donde la agricultura alcanza niveles más intensivos, como en el domo algodonero del Chaco central, la diseminación de plaguicidas pudiera alcanzar niveles críticos. No existe información disponible al respecto.

Aunque todos estos factores pueden tener distinta importancia según las especies, no hay dudas de que el mayor impacto sobre la fauna silvestre proviene de la modificación de la vegetación primitiva en primer término, y de la caza intensiva, con cualquiera de los fines arriba mencionados, en segundo.

Como resultado de la acción humana, esencialmente a través de la actividad pastoril y forestal, y secundariamente agrícola (Saravia Toledo 1978), algunas especies han sido prácticamente eliminadas del ámbito chaqueño (guanaco y ciervo de las pampas) mientras otras han sido restringidas en forma drástica tanto en números como distribución, al punto de que peligra su supervivencia en la región. Entre ellos merecen citarse al jaguar, aguará guazú, tatú carreta y oso hormiguero grande, y en menor medida al ciervo de los pantanos, tapir y oso hormiguero chico, entre otros.

Aunque no se trata de un vertebrado, vale la pena mencionar la eliminación de la langosta voladora, un herbívoro importante, lo que sin dudas significa un cambio importante en la fauna chaqueña.

Otras especies han sufrido una reducción importante en sus números, sin que en apariencia su supervivencia esté directamente comprometida al presente. Deben incluirse en este grupo a mamíferos tales como los pecaríes, corzuelas y gatos de monte, al avestruz y el loro hablador (*Amazona aestiva*) entre las aves, y el yacaré, lampalagua y tortugas terrestres entre los reptiles.

Como contrapartida, algunas especies se han visto favorecidas por las nuevas condiciones y sus poblaciones se han incrementado. Entre ellas merecen citarse a la vizcacha y el conejo de los palos entre los mamíferos, y varias aves granívoras.

La vizcacha es muy abundante en el Chaco occidental. Su actividad produce áreas completamente denudadas de vegetación alrededor de las colonias (fig. 20) lo que las hace fácilmente detectables aún mediante fotografía aérea. En el Chaco tiende a prosperar en áreas sobrepastoreadas y descubiertas de vegetación, y suele estar asociada a los puestos de ganado caprino, alrededor de los cuales hay un anillo de vegetación peridoméstica muy alterada (Morello y Saravia Toledo 1959 *b*). Es posible que este roedor haya invadido recientemente el Chaco, acompañando a la actividad pastoril, ya que no es mencionada como animal silvestre que viva alejado de poblados en las antiguas crónicas (C. Saravia Toledo, com. pers.).

Su habilidad para prosperar en ambientes peridomésticos chaqueños podría estar vinculada a la disponibilidad de terrenos descubiertos originados por el sobrepastoreo ("peladares") donde disminuyen los riesgos de predación. Debe recordarse al respecto de que se trata de un animal esencialmente pampeano, cuyas colonias se desarrollan en terrenos abiertos que ellos mismos tienden a conservar manteniendo la vegetación muy corta alrededor de las cuevas. Es posible además que la cercanía de los domicilios provea protección extra a través de la presencia de perros que ahuyentan los predatores, ya que por otro lado los puesteros no las persiguen activamente.

Una vinculación similar con el área peridoméstica chaqueña es la que muestra la cotorra (*Myiopsitta monachus*), la que es muy frecuente alrededor de los puestos de cría de vacunos (Morello y Saravia Toledo 1959 *b*), siendo también común alrededor de cualquier habitación humana en el Chaco. Esta dependencia parece originarse por un lado de la disponibilidad de árboles altos, los que claramente prefieren para la construcción de sus grandes nidos comunales (fig. 12); y por otro de la disponibilidad de alimentos, tales como las deyecciones de ganado (ricas en semillas no digeridas de *Opuntia quimilo*, algarrobos y vinal (*Prosopis* spp.), y también los frutos de *Opuntia quimilo* y semillas de *Alternanthera pungens* que suele formar extensos tapices alrededor de los puestos.

Varias aves granívoras han incrementado sus poblaciones en algunas regiones del Chaco en relación con el desarrollo de la agricultura, convirtiéndose en problemas de importancia variable (Bucher y Bedano 1976). Entre ellas se destacan dos psitácidos, la cotorra y el calacante (*Aratinga acuticaudata*) y dos especies de palomas, la manchada (*Columba maculosa*) y la torcaza o mediana (*Zenaida auriculata*) (fig. 22). Esta última especie ha sido estudiada en detalle, y se ha podido demostrar la asociación entre el incremento explosivo de esta especies en las últimas décadas con la introducción del sorgo granífero en áreas previamente ocupadas por bosques, donde se crea un paisaje en mosaico (fig. 6) que le provee lugares de refugio y fuentes de alimentación (Bucher y Nores 1976).

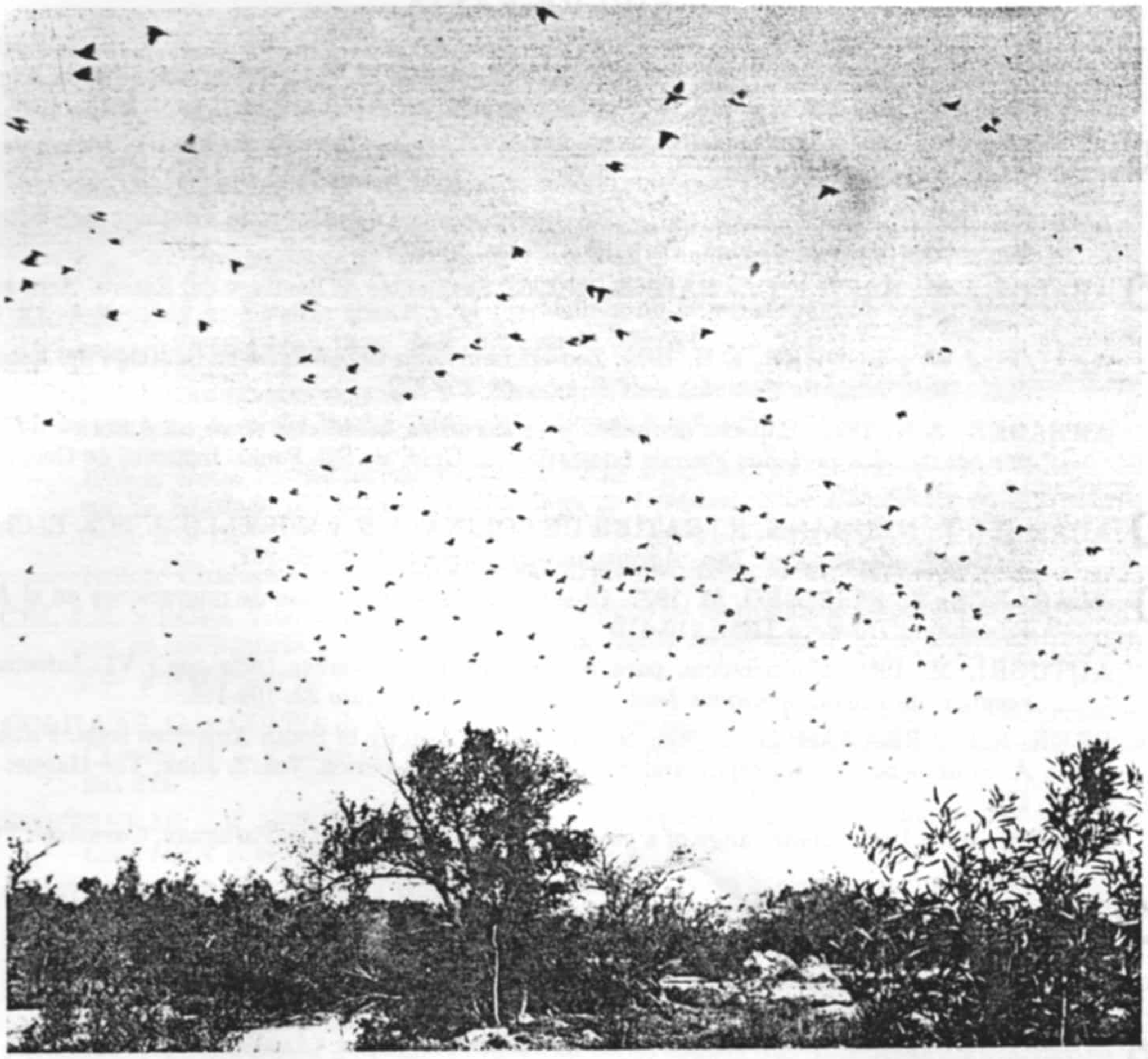

Fig. 22. Palomas torcazas (*Zenaida auriculata*) regresando a sus colonias de cría en Córdoba. El desarrollo de la agricultura ha favorecido el crecimiento explosivo de sus poblaciones en diversas áreas del Chaco.

Un insecto, la vinchuca (*Triatoma infestans*), está ampliamente difundida en el ámbito rural chaqueño. Esta especie, transmisora de la enfermedad de Chagas, es muy común dentro de la habitación humana (ranchos), pero también alcanza poblaciones enormes (del orden de miles de individuos) en los corrales de cabras que normalmente se encuentran muy próximos al rancho (Soler *et al.* 1977). De esa forma, la presencia de vinchucas -y por ende de la enfermedad de Chagas- puede ser asociada a una forma particular de explotación silvo-pastoril predominante en el Chaco que favorece una profunda degradación de los recursos naturales y por consiguiente un bajo nivel económico de la población que se expresa en la vivienda deficiente (Abalos 1974, Saravia Toledo 1978).

Desde ese punto de vista, este proceso muestra un paralelismo con lo que ocurre con las tripanosomiasis africanas, íntimamente vinculadas a la degradación de los suelos de esos continentes, tal como ha sido planteado por Ormerod (1976).

BIBLIOGRAFÍA

ABALOS, J.W. 1974. Distribución e importancia epidemiológica de las Triatominae de la Argentina. *Rev. Fac. Ci. Ex. Fis. y Nat. de Córdoba. Biología* 1: 5-16.

— 1978. Las arañas del género *Latrodectus* en la Argentina. *Obra Centenario Museo de La Plata* 6: 29-51.

ABALOS, J.W. y BAEZ, E.C. 1967. The spider genus *Latrodectus* in Santiago del Estero, Argentina. *Animal Toxins*, Pergamon Press, pp. 59-74.

ABALOS, J.W., BAEZ, E.C. y NADER, R. 1965. Serpientes de Santiago del Estero. *Acta zool. lilloana* 20: 211-283.

ABALOS, J.W. y BUCHER, E.H. 1979. Zoo-epidemiología del ofidismo en Santiago del Estero. *Bol. Acad. Nac. de Ciencias en Córdoba* 47: 259-272.

AB'SABER, A.N. 1977. Espacos ocupados pela expansao dos climas secos na America do Sul, por ocasiao dos periodos glaciais quaternarios. Univ. de Sao Paulo. Instituto de Geografía N° 3. 18 pp.

ADAMOLI, J.; NEUMANN, R.; RATIER DE COLINA, A.D. y MORELLO, J. 1972. El Chaco aluvional salteño. *Rev. Inv. Agropecuarias*, Serie 3, 9(5): 165-237.

ALABARCE, E. y LUCERO, M. 1977. Observaciones sobre el paso de migraciones en el Alto Pilcomayo. *Hornero* 11(5): 410-412.

AUTUORI, M. 1956. Contribuicao para o conhecimento da Sauva (*Atta* spp.) VI. Infestacao residual da sauva. *Arquivos Inst. Biologico de Sao Paulo* 23: 109-116.

BEEK, K.J. y BRAMAO, D.L. 1968. Nature and geography of South American soils. Fittkau, A. *et al.* eds. Biogeography and Ecology in South America. Vol. 2. Junk, The Hague: 82-112.

BERRIE, P.M. 1978. Home range of a young female Geoffroy's cat in Paraguay. *Carnivore* 1 (1): 132-133.

BLAIR, W.F. 1979. Nichos ecológicos y la evolución paralela y convergente de los anfibios del Chaco y del Mesquital norteamericano. *Acta zool. lilloana* 27: 261-267.

— 1976. Adaptation of Anurans to Equivalent Desert Scrub of North and South America. D. W. Goodall, ed. Evolution of desert biota. *Univ. of Texas Press:* 197-222.

BOERO, J.J. 1957. Las garrapatas de la República Argentina (Acarina-Ixodoidea). *Univ. de Buenos Aires. Dep. Editorial.* 113 p.

BONETTO, A.; MANZI, R. y PIGNALBERI, C. 1961. Los "tacurúes" de *Camponotus punctulatus* (Mayr). *Physis* 12: 217-224.

BUCHER, E.H. 1971. Observaciones sobre la distribución de *Bothrops alternata* en la provincia de Santiago del Estero (Ophidia, Crotalidae). *Acta zool. lilloana* 28: 203-210.

— 1974. Observaciones ecológicas sobre los artrópodos del bosque chaqueño de Tucumán. *Rev. Fac. Ci. Ex. Fis. Nat. de Córdoba. Biología* 1: 35-122.

— En prensa. Chaco and Caatinga: South American arid savannas, woodlands and thickets. Huntley, B. and Walkers, B. eds. Dynamic Changes in Savanna Ecosystems. South Africa, C.S.I.R.O.

BUCHER, E.H. y BEDANO, P. 1976. Bird damage problems in Argentina. *Int. Studies on Sparrows (Intecol)* 9(1): 3-16.

BUCHER, E.H.; GOMEZ, E.; DI TADA, I. y REATI, G. 1977. Ecología de la reproducción de la paloma *Zenaida auriculata*. I. Variaciones estacionales en peso corporal, gonadas, reservas de lípidos y muda. *Ecosur* 4(7): 47-67.

BUCHER, E.H. y MONTENEGRO, R. 1974. Hábitos forrajeros de cuatro hormigas simpátridas del género *Acromyrmex* (*Hymenoptera, Formicidae*). *Ecología* 2: 47-53.

BUCHER, E.H. y NORES, M. 1976. Ecología de la alimentación de la paloma *Zenaida auriculata*. *Physis Sec. C.* 35(90): 17-32.

BUCHER, E. H. y ORUETA, A. 1977. Ecología de la reproducción de la paloma *Zenaida auriculata* II. Epoca de cría, suceso y productividad en las colonias de nidificación de Córdoba. *Ecosur* 4(8): 157-185.

BUCHER, E.H. y ZUCCARDI, R. 1967. Significación de los hormigueros de *Atta vollenweideri* como alteradores de los suelos en la provincia de Tucumán. *Acta zool. lilloana* 23: 83-93.

CABRERA, A.L. 1976. Regiones fitogeográficas argentinas. Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería (2ª ed.) Tomo 2: 1-85.

CABRERA, A.L. y WILLINK, A. 1973. Biogeografía de América Latina. OEA, Serie de Biología N° 13. Washington. 120 pp.

CEI, J.M. 1949 a. El ciclo sexual y el predominio de la espermatogénesis anual continua en batracios chaqueños. *Acta zool. lilloana* 7: 527-544.

– 1949 b. Costumbres nupciales y reproducción de un batracio característico chaqueño (*Leptodactylus bufonius* Boul.). *Acta zool. lilloana* 8: 105-110.

— 1955 a. Notas batracológicas y biogeográficas argentinas IV: Batracios de los salares del sur de Santiago del Estero. *Anales Dep. de Investigaciones Científicas de la Univ. de Cuyo* 2: 9-11.

— 1955 b. Chacoan batrachians in central Argentina. *Copeia*, 1955: 291-293.

CEI, J.M. y ROIG, V.G. 1964. Apuntes batracológicos de un itinerario de observaciones biológicas en las llanuras pampeanas y el litoral. *Notas Biológicas. Fac. de Ciencias Exactas. Fís. y Naturales de Corrientes*. 4: 3-14.

COLILLAS, O. y COPPO, J. 1978. Breeding *Alouatta caraya* in Centro Argentino de primates. Chivers, D. J. y Lane-Petter, W. eds. Recent Advances in Primatology. Academic Press: 201-214.

CONTRERAS, J.R. 1973. El tuco-tuco y sus relaciones con los problemas del suelo en la Argentina. *IDIA supl. 29*: 14-36.

CONTRERAS, J.R. y ROIG, V.G. 1978. Observaciones sobre la organización social, la ecología y la estructura de los habitáculos de *Microcavia australis australis* en Ñacuñán, provincia de Mendoza. *Ecosur* 5(10): 191-199.

CRESPO, J.A. 1971. Ecología del Zorro gris (*Dusicyon gymnocerqus antiquus*) en la provincia de La Pampa. *Rev. Mus. Arg. Cienc. Nat. Ecología* 1(5): 147-205.

CRESPO, J.A.; VANELLA, J. M.; BLOOD, B. y DE CARLO, J.M. 1961. Observaciones ecológicas del vampiro *Desmodus r. rotundus* en el norte de Córdoba. *Rev. Mus. Arg. Cienc. Nat. Cienc. Zoológicas* 6(4): 131-160.

DI TADA, I.; SALUSSO, M. y MARTORI, R. 1976. Lista de los batracios de Córdoba. *Bol. Acad. Nac. de Ciencias en Córdoba* 51(3-4): 325-362.

GREEGOR, D.H. Jr. 1980 a. Diet of the little Hairy Armadillo *Chaetophractus vellerosus* of Northwestern Argentina. *J. Mammal. 61: 331-334.*

GREEGOR, D.H. Jr. 1980 b. Preliminary study of movements and home range of the Armadillo, *Chaetophractus vellerosus*. *J. Mammal.* 61: 334-335.

FOWLER, H.G. y DIEHL, J. 1978. Biology of a Paraguayan colonial orb-weaver spider *Eriophora bistriata* (Rengger) (Araneae, Araneidae). *Bull. Br. arachnol. Soc.* 4: 241-250.

FOWLER, H.G. and ROBINSON, S.W. 1975. Estimaciones acerca de la acción de *Acromyrmex landolti* (Hymenoptera, Formicidae) sobre el pastoreo y la ganadería en el Paraguay. *Rev. Soc. Científica del Paraguay* 15(1-2): 64-71.

GALLARDO, J.M. 1958. Observaciones biológicas sobre *Leptodactylus prognathus*. *Ciencia e Investigación* 14(10-11): 460-5.

— 1966. Zoogeografía de los anfibios chaqueños. *Physis* 26:67-81.

— 1979. Composición, distribución y origen de la herpetofauna chaqueña. Duellman, W.E., ed. The South American Herpetofauna: Its origin, evolution and dispersal. *Univ. of Kansas. Mus. Nat. Histo. Monogr.* 7: 299-307.

GALMARINI, A. y RAFFO DEL CAMPO, J. 1964. Rasgos fundamentales que caracterizan al clima de la región chaqueña. *CONADE*. Publ. N° 9. 178 pp.

HAINES, B.L. 1978. Element and Energy Flows through Colonies of the Leaf-Cutting Ant, *Atta colombica*, in Panamá. *Biotropica* 10(4): 270-277.

HEYER, W.R. 1969. The adaptive ecology of the species groups of the genus *Leptodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae). *Evolution* 23: 421-428.

HUECK, K. 1966. Die Wälder Südamerikas. *G. Fischer Verlag*, Stuttgart.

HULSE, A.C. 1978. Food habits of the frog *Lepidobatrachus llanensis* (Amphibia, Anura, Leptodactylidae) in Argentina. *Journal of Herpetology* 12(2): 258-260.

HUNTLEY, B. y WALKERS, B. En prensa. Dynamic Changes in Savanna Ecosystems. South Africa, C.S.I.R.O.

JOLIS, J. 1789. Ensayo sobre la historia natural del Gran Chaco. Univ. Nac. del Nordeste. Instituto de Historia. 1972. Traducción del italiano.

JONKMAN, J. 1978. Nests of the leaf-cutting ant *Atta vollenweideri* as accelerators of succession in pastures. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie* 86: 25-34.

KEAST, A. 1972. Comparisons of contemporary mammals of southern continents. Keast, A.; Erk, F.C. y Glass, B., eds. Evolution, mammals and southern continents. *State Univ. of New York Press*, New York: 433-501.

KUSNEZOV, N. 1963. Zoogeografía de las hormigas en Sudamérica. *Acta zool. lilloana* 19: 25-186.

LLANOS, A.C. y CRESPO, J.A. 1952. Ecología de la vizcacha (*Lagostomus maximus*) en el nordeste de la provincia de Entre Ríos. *Rev. de Investigaciones Agrícolas* 6(3-4): 289-378.

LUGO, A.E.; FARNWORTH, E.G.; POOL, D.J.; PEREZ, P. y KAUFMAN, G. 1973. The impact of the leaf cutter ant *Atta colombica* on the energy flow of a tropical wet forest. *Ecology* 54: 1292-1301.

LUTZ, B. 1967. Fauna anura Argentina-Brasílica. *Acta zool. lilloana* 23: 147-152.

MARES, M.A. y ROSENZWEIG, M.L. 1978. Granivory in North and South American Deserts: Rodents, Birds and Ants. *Ecology* 59: 235-241.

MARTÍNEZ ACHENBACH, G. 1962. Nota sobre Leptodactílidos de la zona del río Salado, en el Dto. La Capital de la provincia de Santa Fe. *An. Mus. Prov. de Cienc. Nat. "Florentino Ameghino" Santa Fe* 1(3): 41-46.

MAYHEW, W.W. 1968. Biology of desert amphibians and reptiles. Brown, G.W. ed. Desert Biology I. Academic Press. New York: 195-356.

MC CLANAHAN, L.L.; SHOEMAKER, V.H. y RUIBAL, R. 1976. Structure and function of the coccon of a Ceratophryid frog. *Copeia* 1976 (1): 179-185.

MEYER, T. y WEYRAUCH, W.K. 1966. Guía para dos excursiones biológicas en la provincia de Tucumán. *Inst. Miguel Lillo. Miscelánea* N° 23. 126 pp.

MORELLO, J. 1970. Modelo de relaciones entre pastizales y leñosas colonizadoras en el Chaco argentino. *IDIA* 276: 31-52.

MORELLO J. y ADAMOLI, J. 1968. Las grandes unidades de vegetación y ambiente del Chaco argentino. Primera parte: objetivos y metodología. *INTA. Serie fitogeográfica* N° 10. 125 pp.

– 1974. Las grandes unidades de vegetación y ambiente del Chaco argentino. Segunda parte: vegetación y ambiente de la provincia del Chaco. *INTA. Serie fitogeográfica* N° 13. 130 pp.

MORELLO, J. y SARAVIA TOLEDO, C.A. 1959 a. El bosque chaqueño I. Paisaje primitivo, paisaje natural y paisaje cultural en el oriente de Salta. *Rev. Agronómica del Noroeste Argentino* 3: 5-81.

— 1959 b. El bosque chaqueño II. La ganadería y el bosque en el oriente de Salta. *Rev. Agronómica del Noroeste Argentino* 3: 209-258.

NORES, M. e IZURIETA, D. 1980. Guía de las aves de ambientes acuáticos de Córdoba y centro de Argentina. Sec. de Agricultura y Ganadería de Córdoba.

OJEDA, R. y BARQUEZ, R.M. 1976. Sobre el efecto de ambientes inestables en micromamíferos. *Neotropica* 22: 109-111.

NOY-MEIR, I. 1974. Desert ecosystems: higher trophic levels. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 5: 195-215.

OLROG, C.C. 1965. Diferencias en el ciclo sexual de algunas aves. *Hornero* 10(3): 269-272.

— 1969. Birds of South America. Fittkau J. *et al.* eds. Biogeography and ecology in South America. Vol. 2. Junk, The Hague: 849-878.

OLROG, C.C.; OJEDA, R.A. y BARQUEZ, R.M. 1976. *Catagonus wagneri* en el noroeste argentino (Mamalia, Tayassuidae). *Neotropica* 22: 53-56.

ORMEROD, W.E. 1976. Ecological effect of control of African Trypanosomiasis *Science* 191:815-821.

PAPADAKIS, J. 1973. La región chaqueña. Ecología, suelos, posibilidades agrícolas. *Ciencia e Investigación* 29: 182-201.

PERGOLANI DE COSTA, M.J. 1953. La lucha contra las cotorras en la República Argentina. Min. de Agric. y Ganad. Serie A N° 55. Buenos Aires. 28 pp.

PROHASKA, L. 1959. El polo de calor de la América del Sur. *IDIA* 141: 71-75.

RABINOVICH, J.E. y RAPOPORT, E.H. 1975. Geographical variation of diversity in Argentine passerine birds. *J. of Biogeography* 2: 141-157.

RAGONESE, A.E. y CASTIGLIONI, J.C. 1970. La vegetación del parque chaqueño. *Bol. Soc. Arg. de Botánica* 11: 133-160.

RAGONESE, A.E. y COVAS, G. 1951. La vegetación de la República Argentina. II. Estudio fitosociológico de las Salinas Grandes. *Rev. de Inv. Agrícolas* 5: 1-233.

REIG, O.A. y CEI, J.M. 1963. Elucidación morfológico-estadística de las entidades dél género *Lepidobatrachus* Budgett (Anura, Ceratophrynidae) con consideraciones sobre la extensión del distrito chaqueño del dominio zoogeográfico subtropical. *Physis* 24: 181-204.

ROOD, J. 1970. Ecology and social behaviour of the desert Cavy (*Microcavia australis*) *Am. Midland Nat.* 83(2): 415-454.

SARAVIA TOLEDO, C.A. 1978. Evaluación cualitativa de agentes que alteran los grandes ambientes del noroeste Argentino. Contribución a la Reunión sobre degradación de los recursos naturales en Argentina. Secretaría de Agricultura y Ganadería de la Nación. Agosto 1978. Mimeografiado. 11 pp.

SARMIENTO, G. 1972. Ecological and floristic convergences between seasonal plant formations of tropical and subtropical South America. *Journal of Ecology* 60: 367-410.

SAYAGO, M. 1969. Estudio fitogeográfico del norte de Córdoba. *Bol Acad. Nac. de Ciencias en Córdoba*. 46: 123-285.

SHOEMAKER, V.H.; BALDING, D. y RUIBAL, R. 1972. Uricotelism and low evaporative water loss in a South American frog. *Science* 175: 1018-1020.

SHORT, L.L. 1975. A zoogeographic analysis of the South American Chaco avifauna. *Bul. Am. Mus. Nat. Hist.* 154: 163-352.

SOLBRIG, O.T. 1976. The origin and floristic affinities of the South American temperate desert and semidesert regions. Goodall, D.W. ed. Evolution of Desert Biota. Univ. of Texas Press: 7-49.

SOLER, A.C.; KNEZ, N.R. y NEFFER, L.E. 1977. Importancia del estudio de los factores socio-económicos en la enfermedad de Chagas-Mazza: focos peridomésticos. Serv. Nac. Chagas Mazza, La Rioja. 15 pp.

TROLL, C. 1936. Termitensavannen. En: Landkundliche Fortschrift Festschrift für Norbert Krebs. Englehorn, Stuttgart: 275-312.

VANZOLINI, P.E. 1974. Ecological and geographical distribution of lizards in Pernambuco, north-eastern Brazil (Sauria). *Papeis Avulsos de Zoologia, Sao Paulo*, 28: 61-90.

VAZ-FERREIRA, R.; COVELO DE ZOLESSI, R.L. y ACHAVAL, F. 1970. Oviposición y desarrollo de ofidios y lacertilios en hormigueros de *Acromyrmex*. *Physis* 29(79): 431-459.

— 1973. Oviposición y desarrollo de ofidios y lacertidios en hormigueros de Acromyrmex II. V Congr. Latinoam. Zool. Montevideo 1: 232-244.

VELLARD, J. 1948. Batracios del Chaco Argentino. *Acta zool. lilloana* 5: 137-174.

VUILLEUMIER, B. 1971. Pleistocene changes in the fauna and flora of South America. *Science* 173:771-780.

WEBB, S.D. 1978. A history of savanna vertebrates in the New World. Part II: South America and the great interchange. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 9: 393-426.

WEBER, N.A. 1979. Gardening ants, the Attines. *Mem. Am. Philosophical Society* 92: 1-146.

WETZEL, R.M.; DUBOS, R.E.; MARTIN, R.L. y MYERS, P. 1975. *Catagonus*, an "extinct" peccary, alive in Paraguay. *Science* 189: 379-380.

APÉNDICE I

Especies de mamíferos del Chaco, según los principales grupos ecológicos.

a) Herbívoros medianos a grandes

Cervidae	*Mazama americana* (corzuela) *Mazama gouazoubira* (Corzuela roja) *Blastocerus dichotomus* (ciervo de los pántanos). En ambientes tipo "pantanal", muy escaso. *Ozotocerus bezoarticus* (ciervo de las pampas). En la actualidad es prácticamente inexistente en el Chaco, con algunos relictos en la provincia de San Luis.
Tapiridae	*Tapirus terrestris* (tapir)
Camelidae	*Lama guanicoe* (guanaco). Abundante en el pasado, hoy desaparecido del Chaco, excepto pequeñas poblaciones relictuales (Salinas Grandes).
Tayassuidae	*Tayassu tajacu* (pecarí de collar) *Tayassu albirrostris* (pecarí labiado) *Catagonus wagneri* (taguá, pecarí quimielero).
Hydrochoeridae	*Hydrochaerus hidrochoeris* (carpincho). En ambientes semiacuáticos tipo pantanal.

b) Herbívoros pequeños

Caviidae	*Pediolagus salinicola* (conejo de los palos) *Dolichotis patagonum* (mara). Suroeste del Chaco. *Microcavia, Galea*, etc. (cuises)
Chinchillidae	*Lagostomus maximus* (vizcacha)
Leporidae	*Lepus europaeus* (liebre) en algunas áreas, especie introducida. *Sylvilagus brasiliensis* (tapetí)
Capromyidae	*Myocastor coipus* (coipo o nutria). En ambientes acuáticos.

c) Herbívoros cavícolas que se alimentan bajo tierra

Ctenomyidae — *Ctenomys* spp. (Tuco-tuco)

d) Ratas y ratones típicos
Grupo muy diversificado que comprende varias especies en el Chaco, pero no muy abundantes.

e) Herbívoros y omnívoros arbóreos

Cebidae	*Alouatta caraya* (mono aullador, carayá)
	Cebus apella (caí)
	Aotus trivirgatus (miriquiñá)
Bradypodidae	*Bradypus boliviensis* (perezoso)
Erethizontidae	*Coendu spinosus* (coendú)
Mustelidae	*Eira barbara* (tayra)

f) Carnívoros y carroñeros grandes

Felidae	*Leo onca* (jaguar)
	Felis concolor (puma)

g) Carnívoros y omnívoros medianos y pequeños

Canidae	*Canis* (*Dusicyon*) spp. (zorros)
	Chrysocyon brachyurus (aguará guazú). Raro
Dasypodidae	Varias especies de armadillos, incluyendo al tatú carreta, *Priodontes giganteus*.
Didelphidae	*Didelphis azarae* (comadreja)
Felidae	Gatos de monte, tales como *Felis geoffroyi*, *F. colocolo* y *F. yagouaroundi*.
Mustelidae	*Galictis cuja* (hurón menor)
	Conepatus castaneus (zorrino)
Procyonidae	*Nasua nasua* (coatí)

h) Comedores de hormigas y termites

Myrmecophagidae	*Myrmecophaga tridactyla* (oso hormiguero)
	Tamandua tamandua (tamandua)

i) Murciélagos insectívoros y visitadores de flores

Varias familias y especies.

j) Murciélagos hematófagos

Desmodontidae	*Desmodus rotundus* (vampiro)

APÉNDICE II

Reptiles chaqueños

Saurios

Lista de los lagartos chaqueños, según Gallardo (1979).

Homonota horrida
Phyllopezus pollicaris
Leiosaurus paronae
Liolaemus chacoensis
Ophryoessoides caducus
Pristidactylus vautieri
Proctotretus doellojuradoi
Tropidurus spinolosus
Tropidurus sp.
Cnemidophorus leachi
Gymnophtalmus rubricauda
Kentropyx lagartija
Kentropyx viridistriga
Teius teyou
Tupinanbis rufescens
Ophiodes intermedius
Mabuya frenata

Quelonios

Geochelone chilensis (= *G. petersi*) (tortuga de tierra)
Geochelone carbonaria (jabuti)

Ofidios

Lista de las especies de serpientes que ocurren en la provincia de Santiago del Estero (Chaco central y occidental) agrupadas según su habitat (basada en Abalos *et al.* 1965).

a) Subterráneas

Leptotyphlops albifrons
Leptotyphlops unguirrostris
Leptotyphlops weyrauchi

b) Semisubterráneas

Elapomorphus tricolor
Lystrophis semicinctus
Micrurus frontalis (coral), venenosa para el hombre. Ofiófaga.
Oxyrophus rombifer
Phimophis vittatus

c) Terrestres

Boa constrictor
Bothrops alternatus (yararará). Venenosa.
Bothrops neuwiedi (yararará). Venenosa.
Clelia clelia. Ofiófaga.
Clelia occipitolutea. Ofiófaga.
Crotalus durissus (cascabel). Venenosa.
Epichrates cenchria
Lystrophis dorbignyi
Philodryas patagoniensis. Principalmente en pastizales.
Philodryas psammophideus. Principalmente en pastizales.
Sibynomorphus turgidus
Thamnodynastes strigilis
Waglerophis merremi

d) Arboricolas

Philodryas aestivus
Philodryas baroni

e) Semiacuáticas

Leimadophis sagittifer

Cocodrilos

Caiman latirrostris (yacaré)
Caiman sclerops (yacaré) raro.

APÉNDICE III

Anfibios chaqueños

Lista tentativa basada en Gallardo (1979), Di Tada *et al.* (1976) y Blair (1976).

Hypopachus mülleri (= *Dermatonotus mülleri*)
Ceratophrys ornata (escuerzo)
Ceratophrys pierotti (escuercito)
Lepidobatrachus llanensis
Lepidobatrachus asper (cururu chini)
Lepidobatrachus laevis
Pleurodema guayapae
Pleurodema tucumana
Physalaemus albonotatus
Physalaemus biligonigerus
Leptodactylus ocellatus (rana criolla)
Leptodactylus chaquensis
Leptodactylus bufonius (rana de los hormigueros)
Leptodactylus latinasus (= *L. prognathus*)
Leptodactylus mystaceus
Leptodactylus sibilator
Leptodactylus gracilis
Leptodactylus mystacinus
Leptodactylus laticeps (rana coralina)
Odontophrynus occidentalis (escuercito)
Odonthphrynus americanus (escuercito)
Bufo arenarum
Bufo paracnemis
Bufo major
Bufo fernandezae (sapito panza amarilla)
Bufo pygmaeus
Melanophryniscus stelzneri (sapito enano)
Pseudis paradoxus
Lysapsus limellus
Phyllomedusa sauvagii
Phyllomedusa hypochondrialis
Elachistocleis bicolor
Hyla pulchella
Hyla nasica
Hyla trachythorax
Hyla venulosa
Hyla phrynoderma